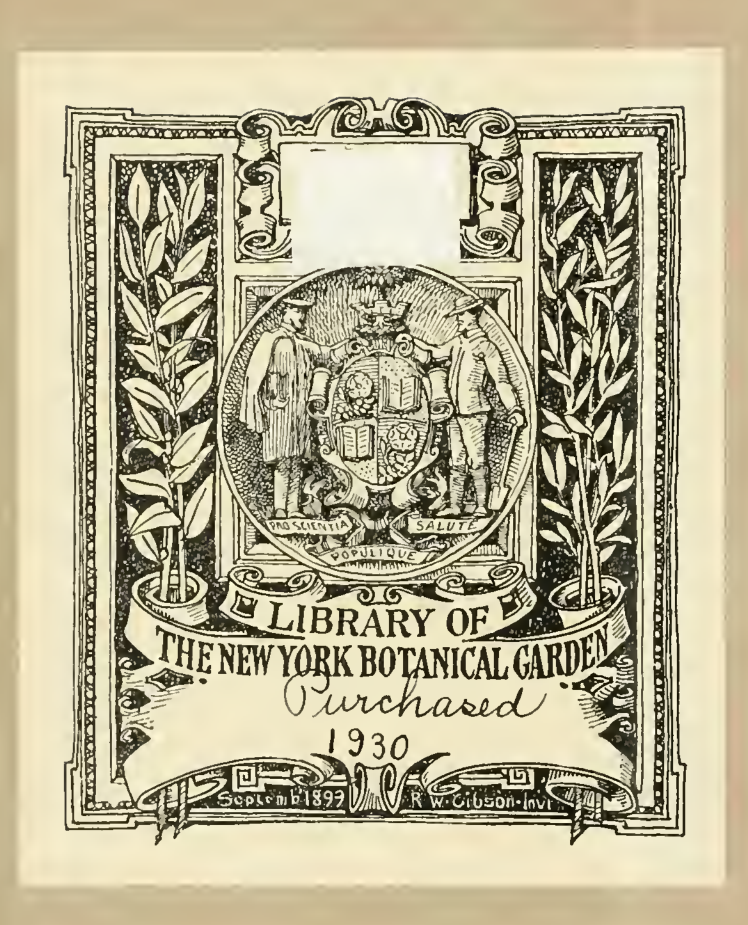

PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
Purchased
1930
Septemb 1899
R W Gibson Invt

LE BOTANISTE

Directeur : M. P.-A. DANGEARD

DOCTEUR ÈS SCIENCES, LAURÉAT DE L'INSTITUT

PROFESSEUR DE BOTANIQUE A LA FACULTÉ DE POITIERS

DIXIÈME SÉRIE

Juillet 1907

L'ORIGINE DU PÉRITHÈCE CHEZ LES ASCOMYCÈTES

PRIX DE L'ABONNEMENT A LA SÉRIE DE SIX FASCICULES

16 francs pour la France. — 18 francs pour l'Etranger

A LA DIRECTION, 1, RUE JULES FERRY

POITIERS

ET CHEZ TOUS LES LIBRAIRES

Cette série, à cause de son importance, ne sera livrée au prix ordinaire qu'aux seuls abonnés

LE BOTANISTE

LE BOTANISTE

DIRECTEUR : M. P.-A. DANGEARD

DOCTEUR ÈS SCIENCES, LAURÉAT DE L'INSTITUT

PROFESSEUR DE BOTANIQUE A LA FACULTÉ DE POITIERS

DIXIÈME SERIE

Juillet 1907

L'ORIGINE DU PÉRITHÈCE CHEZ LES ASCOMYCÈTES

PRIX DE L'ABONNEMENT A LA SÉRIE DE SIX FASCICULES

16 francs pour la France. — 18 francs pour l'Etranger

A LA DIRECTION, 1, RUE JULES FERRY

POITIERS

ET CHEZ TOUS LES LIBRAIRES

.9688
Scr. 10

RECHERCHES

SUR LE

DÉVELOPPEMENT DU PÉRITHÈCE

CHEZ LES ASCOMYCÈTES

DEUXIÈME PARTIE

Les anciens mycologues, en réunissant sous le nom d'Ascomycètes tous les genres dans lesquels les spores prennent naissance, suivant un mode particulier, à l'intérieur d'asques, ne s'étaient pas trompés sur l'homogénéité de cette classe.

Il est incontestable que l'asque est un organe de même nature chez tous les Ascomycètes ; au point de vue phylogénétique, on peut dire qu'il a *une origine ancestrale commune, et que les faibles différences qu'il présente à travers le groupe entier sont dues à des phénomènes d'adaptation.*

Dans un travail d'ensemble sur ces Champignons, il est donc nécessaire de rechercher cette origine de l'asque, d'interpréter les phénomènes qui se passent à l'intérieur de cet organe, de se rendre compte pourquoi il présente de si faibles variations de structure, et enfin d'établir ses homologies avec les organes du même genre qui peuvent exister dans les autres végétaux.

Nous nous trouvons ainsi, dès le début, en face d'un

certain nombre d'opinions contradictoires qu'il s'agit d'examiner attentivement : on peut les résumer ainsi.

A. — L'asque est un sporange modifié.

B. — L'asque est un sporocarpe ou une simple partie de sporocarpe.

C. — L'asque est une cellule-mère qui présente des caractères spéciaux.

D. — L'asque est un sporogone.

A

Le sporange est de tous les organes que nous connaissons chez les Thallophytes celui qui offre les analogies les plus grandes avec l'asque. Brefeld n'a pas manqué de faire ressortir ces ressemblances, et il n'a pas hésité à considérer l'asque comme une simple modification du sporange ; ce savant admet que les Ascomycètes tirent leur origine des Champignons inférieurs ; ils fructifient comme eux avec des sporanges ; seulement, ces sporanges ne varient plus quant à leur forme et au nombre de spores qu'ils contiennent ; cette forme est fixée et le nombre des spores est devenu constant. En un mot, les sporanges des Champignons inférieurs sont devenus des asques ; les *Hemiasci* montrent encore l'endroit où la transformation s'est produite ; ils possèdent des asques semblables à des sporanges (1).

On sait d'un autre côté que Brefeld faisait également dériver la fructification conidienne du sporange monospore.

Les sporanges des Phycomycètes auraient donc évolué chez les Champignons supérieurs, en fournissant d'une part des asques, d'autre part des basides et des conidies.

Brefeld, en écrivant que le sporange des Phycomycètes

(1) Brefeld : *Untersuch. aus dem Gesammtg. der Mykologie*, VII, VIII et IX.

est la forme première et le point de départ de toutes les sortes de fructifications, chez les Mycètes, a formulé une loi fondamentale ; les partisans de l'origine polyphylétique des Champignons aux dépens des Algues ont méconnu cette vérité ; ils se sont trouvés ainsi entraînés jusqu'à nier les affinités des Ascomycètes et des Basidiomycètes.

Malheureusement Brefeld n'a pas fait les distinctions nécessaires ; cela lui était d'ailleurs impossible. Engagé dans sa lutte avec de Bary, il était arrivé à la conviction que les Champignons supérieurs étaient dépourvus complètement de sexualité. Pour lui les Phycomycètes n'avaient transmis aux Champignons supérieurs que leur stade asexuel représenté par le thalle portant les sporanges ; ce savant était donc conséquent avec lui-même en admettant que la fructification en asques, en basides, en conidies, correspondait au même titre à la reproduction asexuelle sporangifère et que l'asque, en particulier, devait être considéré comme sporange.

Cette conclusion, malgré sa valeur intrinsèque, n'était pas de nature à satisfaire complètement l'esprit.

En effet, si nous examinons ce qu'est devenu le sporange des Mucorinées et des Péronosporées sous l'influence de la vie aérienne, nous voyons qu'il manifeste une tendance marquée à se transformer en conidies avec conidiophores ; il nous suffit de citer d'une part les *Peronospora*, et d'autre part les Syncéphalidées. Le sporange, en tant qu'il représente la forme ordinaire de la reproduction asexuelle, ne possède donc une fixité de forme que *dans le milieu aquatique ; dans le milieu aérien*, il se montre au contraire d'une grande plasticité et il s'adapte rapidement aux nouvelles conditions de la dissémination des spores.

On pourrait donc déjà s'étonner que *l'asque, s'il n'est qu'un simple sporange, ait conservé dans le milieu aérien ses principaux caractères, alors que dans les mêmes condi-*

tions, le sporange de certains Phycomycètes éprouvait des transformations radicales.

La difficulté ne se borne pas là : l'ancêtre phycomycète possède une reproduction asexuelle par sporanges et une reproduction sexuelle par gamétanges. Si l'asque est un simple sporange, que représentent alors les différentes formes de conidiophores qui sont si nombreux chez les Ascomycètes ? Par leur position dans le développement, par leur ressemblance avec les organes de même nom chez les Syncéphalidées, il est incontestable qu'ils tiennent la place de la reproduction asexuelle ; il n'est même pas douteux, lorsqu'on se reporte aux *Peronospora* et aux *Piptocephalis*, que le sporange a fait tous les frais de l'apparition du conidiophore et des conidies.

Les Ascomycètes posséderaient alors : 1° des conidiophores devant leur origine au sporange par adaptation à la vie aérienne ; 2° des asques ayant la même origine, mais sans transformation appréciable. La reproduction asexuelle des Phycomycètes aurait évolué en deux sens différents, concomitants dans la même espèce, alors que les conditions d'évolution étaient nécessairement les mêmes. *De plus, il fallait admettre que l'ancêtre Phycomycète avait complètement négligé de transmettre aux Ascomycètes ses gamétanges et sa reproduction sexuelle.* Or nous savons maintenant que le stade gamétophyte existe chez les Champignons supérieurs.

En résumé, il est impossible de considérer l'asque comme un simple sporange : 1° *parce qu'il ferait double emploi avec les conidiophores ;* 2° *parce qu'il aurait dû varier avec le milieu aérien, comme les autres sporanges ;* 3° *parce que cette assimilation implique l'absence des gamétanges et de la reproduction sexuelle, sans qu'on puisse en fournir la moindre explication.*

Nous verrons plus loin qu'il existe pourtant un moyen de résoudre cette difficulté, tout en tenant compte de l'ori-

gine ancestrale de l'asque aux dépens du sporange, conclusion à laquelle on ne saurait échapper. Mais avant d'indiquer cette solution, il nous faut examiner une seconde opinion due à de Bary.

B

Les *asques*, suivant la définition donnée par de Bary, sont des *sporocarpes* ou des *parties de sporocarpe* ; dans ce dernier cas, ils sont souvent réunis en plus ou moins grand nombre sur un hyménium.

Le *sporocarpe*, au sens que lui donne ce savant, est un corps pluricellulaire qui provient du développement d'un *archicarpe* et dont toutes les cellules ou seulement quelques-unes des cellules ont la qualité de *spores*.

L'*archicarpe* à son tour est la cellule qui est fécondée par l'acte sexuel de la conjugaison ; il peut être représenté par un groupe de cellules homologues. L'archicarpe d'une Mousse, d'une Fougère, est l'oosphère contenue dans l'archégone ; celui des Floridées est le procarpe qui peut être formé d'une cellule unique ou de plusieurs ; dans les Algues oogames, comme les Vauchéries, les *Chara*, les *Œdogonium*, les *Coleochæte*, l'archicarpe est l'unique oosphère, contenue dans l'oogone ; enfin dans les *Zynemæ*, les *Desmidiæ*, le *Botrydium* qui sont des Algues isogames, cet organe est représenté par chaque cellule gamète susceptible de se conjuguer normalement avec une cellule semblable (1).

Dans un certain nombre de cas, l'archicarpe consistant en une cellule unique, devient une spore capable de fournir directement un corps végétatif analogue à celui des parents ; comme exemples, les *Fucus*, les *Spirogyra*, etc.

Mais, fréquemment comme chez les Floridées et les Mousses, l'archicarpe se développe en un sporocarpe, c'est-

(1) De Bary : *Morphologie und Biologie der Pilze*, 1884, p. 130-200.

à-dire en un corps qui produit des spores. Des sporocarpes à structure beaucoup plus simple se rencontrent dans les *Coleochæte*, les *Œdogoniæ*, les *Desmidiæ*, etc., où l'oosphère mûre se divise en un petit nombre de spores pour se réduire à deux quelquefois. Même dans le cas de deux cellules, on doit continuer à employer, toujours d'après de Bary, l'expression de sporocarpe. Si l'on veut avoir d'ailleurs une idée des différences que peuvent présenter les sporocarpes, il suffit de comparer le sporocarpe simple et à développement rapide des *Riccia* avec celui des Polytrics si compliqué dans sa structure.

Lorsqu'on passe des Mousses aux Fougères, on voit que l'oosphère fécondée ne donne pas de sporocarpe ; elle se développe directement en une plante feuillée, à laquelle on peut appliquer le nom de sporophyte.

De Bary fait donc très bien la distinction entre un sporocarpe qui, malgré la complication de structure qu'il peut atteindre, reste toujours un *appareil de fructification*, et le sporophyte qui, dès le début, représente un *stade végétatif*.

Il est utile ici que nous indiquions pour le sporocarpe une distinction importante dans le mode de transformation des spores ; le nombre des bipartitions qui leur donne naissance se régularise dans certains groupes ; ainsi, dans le sporocarpe d'une Mousse les spores sont formées par *quatre*, à l'intérieur de *cellules-mères*.

Sur le sporophyte des Cryptogames vasculaires et des Phanérogames, on trouve dans les sporanges un mode identique de sporulation à l'intérieur des cellules-mères.

Les diverses considérations émises par de Bary sur la distinction en archicarpe, en sporocarpe et en sporophyte, étaient d'une grande justesse : mais la science mycologique offrait encore trop de lacunes à son époque pour qu'il pût en faire une application exacte aux Ascomycètes.

Ainsi on sait maintenant que, même chez les Champi-

gnons, l'acte sexuel consiste toujours dans l'union de deux cellules simples, avec fusion des deux noyaux ; quand des gamétanges se mettent en communication comme chez les Mucorinées et les Péronosporées, ce n'est qu'un moyen d'assurer la fécondation : celle-ci n'a réellement lieu que lorsque les énergides s'unissent par deux, ainsi que nous l'avons vu dans la première partie de ce travail (1).

Le terme vague d'archicarpe, qui s'appliquait tantôt à une oosphère, tantôt à un groupe de cellules que l'on croyait équivalentes, a pu être remplacé, dans ces conditions, par celui d'œuf, s'il y a eu fécondation ; de gamète, si cette dernière n'a pas eu lieu encore, ou s'il y a parthénogénèse. Nous dirons donc que l'œuf germe en un *sporocarpe*, ou, pour employer une expression synonyme, en un *sporogone.*

Si toutes les espèces d'Ascomycètes avaient formé l'asque à la manière des *Dipodascus* et de l'*Eremascus*, la définition de cet organe donnée par de Bary se serait trouvée d'une exactitude absolue: *l'asque, dans ces genres, provient directement de la germination d'un œuf* ; *c'est donc un véritable sporogone.*

Mais dans la plupart des Ascomycètes, les choses se passent tout différemment ; l'archicarpe, tel que le comprenait de Bary, fournit le périthèce tout entier, et l'asque n'est plus un sporogone, mais seulement une partie de ce sporogone ; *il devient en quelque sorte l'équivalent d'une cellule-mère d'un sporogone de Mousse, ou d'un sporange de Fougère.*

On peut donc s'étonner à bon droit qu'un organe de même nature, dont les détails de structure et d'organisation se ressemblent si étroitement dans toutes les espèces, n'ait pas la même valeur partout ; qu'il soit sporogone chez certaines espèces, alors que chez d'autres il repré-

(1) P.-A. Dangeard : *les Ancêtres des Champignons supérieurs* (Le Botaniste, 9e série).

sente une portion de cette même fructification et corresponde ainsi aux cellules-mères du sporogone des Muscinées.

Lorsqu'on veut établir la signification de l'asque, il faut choisir entre le *sporogone* et la *cellule-mère : de Bary a le eu tort de croire que cet organe pouvait, selon les cas, être l'un ou l'autre.*

C

Pour qu'un savant comme de Bary ait pu songer à comparer en certains cas l'asque aux cellules-mères des Muscinées, il faut bien admettre cependant qu'il existe des analogies certaines entre ces deux sortes d'organes.

De Bary était persuadé que le sporocarpe ou périthèce des Ascomycètes provenait d'une fécondation, de même que le sporogone des Mousses résulte du développement de l'œuf ; dans ces conditions, l'asque tenait évidemment la place des cellules-mères. La comparaison pouvait s'étendre plus loin ; le nombre des bipartitions est limité dans une cellule-mère, celles des Muscinées donnent naissance à quatre spores. Dans l'asque, cette limitation existe aussi en général ; les bipartitions sont au nombre de trois et le nombre des spores est ordinairement de huit.

Si le périthèce des Ascomycètes avait réellement été le résultat du développement d'un œuf, aucune objection sérieuse ne pouvait être élevée contre l'assimilation des asques aux cellules-mères ; tout au plus aurait-on fait remarquer que le sporogone des Muscinées provient tout entier du développement de l'œuf, *alors que le périthèce des Ascomycètes possède une origine mixte, puisque l'enveloppe est formée par les filaments du gamétophyte.*

Mais plusieurs faits nouveaux sont venus à l'encontre de cette interprétation.

1° Dans les genres peu nombreux d'Ascomycètes où les gamétanges sont encore fonctionnels, l'œuf donne naissance directement à un asque, *Dipodascus*. Nous ne nous arrêterons pas à discuter si le sac sporifère des *Dispodascus* et des *Eremascus* est bien un asque ; la chose ne peut faire aucun doute : De Bary l'admettait, et, pour notre part, nous n'arrivons pas à comprendre comment le sac sporifère d'un *Eremascus* pourrait être assimilé au périthèce ascifère entier d'une Pézize.

2° Dans les autres genres d'Ascomycètes, les gamétanges ne sont plus fonctionnels ; le périthèce n'est donc pas le résultat du développement d'un œuf. Le Mémoire qui va suivre par les nombreuses observations qu'il contient, ne laissera aucun doute à cet égard.

3° La formation de l'asque est toujours précédée par une fusion de noyaux. Or, on ne connaît jusqu'ici aucun cas de cellule-mère dont la naissance soit précédée ou accompagnée d'un phénomène de ce genre.

4° Les Ascomycètes dérivent des Champignons inférieurs siphomycètes ; or le développement chez ces derniers ne comporte aucun organe qui tienne la place des cellules-mères ; mais on y trouve par contre le sporogone qui a des rapports de parenté évidents avec l'asque.

Dans un mémoire récent, Harper a développé un certain nombre d'arguments qui, d'après lui, permettraient encore de considérer l'asque comme une cellule-mère.

Tout d'abord, cet histologiste semble croire que sur le fond même de la question il est peu important que les gamétanges soient fonctionnels ou non. Voici comment il s'exprime (1) : « Dangeard persists in professing himself quite indifferent to the existence of antheridia and oogonia as the initial cells of the ascocarp, if only they be not functional at the present time : but one can hardly

(1) Harper : *Sexual Reproduction and the Organization of the nucleus in certain Mildews*, 1905, p. 29.

believe him so lacking in penetration as not to realize that so long as the Ascomycetes are regarded as a monophyletic group the establishment of the existence of antheridia and oogonia as the initial cells of the ascocarp settles at once, and finally, the old question of the sexuality of the group in favor of the views of de Bary and his school and against those of Brefeld — and this, too *without any regard — to the question as to whether these sex cells are functional or not.* »

Bornons-nous à rétablir les faits et négligeons le reste. Harper a eu tort de prétendre ainsi que nous sommes indifférent à l'existence des gamétanges chez les Ascomycètes, s'ils ne sont plus actuellement fonctionnels, alors que tous nos actes démentent cette assertion.

Nous attachons au contraire une telle importance aux vestiges qu'ils ont laissés dans ce groupe, que nous avons consacré plusieurs années à leur étude : c'est précisément grâce à leur présence que nous avons pu rattacher les Ascomycètes aux Champignons inférieurs, alors *qu'Harper est toujours partisan d'une filiation avec les Floridées, plantes qui ne possèdent pas de gamétanges.*

Nous ne pouvons pas davantage admettre qu'il soit indifférent à la théorie de de Bary que les gamétanges soient fonctionnels ou non.

Supposons un instant que de Bary ayant trouvé chez quelques Ascomycètes des renflements semblables à ceux des Mucorinées, des têtes d'*Aspergillus* par exemple, *avant la formation* des spores en ait tiré cette conclusion : « *Les Ascomycètes possèdent une reproduction asexuelle par sporanges.* »

Survient un second observateur qui, en examinant les choses de plus près, découvre la véritable *reproduction asexuelle par conidiophores.* Comme il a le souci de la vérité, il se demande la cause de l'erreur faite par de Bary ; il constate que les renflements en question — s'ils

ne sont plus fonctionnels — semblent bien, en effet, être homologues des sporanges des Mucorinées. La chose ne peut le laisser indifférent, et notre mycologue, qui n'avait au début aucune idée précise sur la façon dont la reproduction par conidiophores était apparue dans l'évolution, arrive à la rattacher directement à la reproduction par sporange des Champignons inférieurs ; cela faisant, il rend pleine justice à son prédécesseur qui avait pressenti et découvert l'homologie des organes.

On devine facilement le rôle joué non sans talent par un troisième mycologue, qui, voulant à tout prix confirmer la définition hypothétique donnée précédemment au sujet de la reproduction asexuelle par le premier observateur, s'obstine à dessiner des spores endogènes à l'intérieur des renflements, comme s'ils étaient encore fonctionnels, et accuse le second observateur de manquer de pénétration.

Il suffit de remplacer le terme de reproduction asexuelle par celui de reproduction sexuelle pour apprécier à leur juste valeur les critiques qui nous sont opposées.

Après avoir cherché à établir que les gamétanges des Ascomycètes étaient encore fonctionnels, Harper s'est attaché à vouloir montrer que les fusions nucléaires qui se produisent à l'origine des asques s'expliquent en dehors de tout caractère sexuel ; il pense ainsi arriver à faire admettre que les asques sont de simples cellules-mères.

Une explication de ce genre comporte trois points principaux : il faut qu'elle rende compte : 1° de la *structure binucléée de l'asque ; 2° de la fusion des deux noyaux en un seul ; 3° de la réduction du nombre des chromosomes*, en faisant rentrer chacun de ces phénomènes dans ceux que l'on considère généralement comme étant d'ordre purement végétatif.

« The binucleated condition of the young ascus, écrit

Harper (1), we may conceive is, due to an inhibition of cell division, due in turn, perhaps, to a culmination in the process of extra feeding of the ascogenous cells, wich the whole structure and development of the ascocarp is calculated to bring about. Cell division and nuclear division are quite independent processes in the development of the ascogonium and ascogenous hyphæ as we have seen above. For a time the ascogonium and the ascogenous hyphae in their rapide growth, are multinucleated, but in the end cell division overtakes nuclear division and the whole system comes to consist of uninucleated cells, except the cells which are to become asci. The binucleated condition remain in them simply because cell division is inhibited at just this stage of development. It seems probable that these ascogenous cells are differentiated as such simply on the basis of their more favorable position for nutrition, and that this excessive nutrition is the stimulus which inhibits cell division. »

Ainsi, l'ascogone et les hyphes ascogènes étant dans leur croissance rapide tout d'abord plurinucléés, les divisions cellulaires, un peu plus tard, prennent de l'avance sur les divisions nucléaires, si bien que tout le système finit par ne plus renfermer que des cellules uninucléées, à l'exception toutefois de certains articles qui deviendront les asques ; la structure binucléée de ces articles serait due à la position qu'occupent ces cellules, position qui serait favorable à une nutrition excessive, laquelle s'opposerait à la formation de la dernière cloison.

Cette manière d'envisager la structure binucléée de l'asque soulève une foule d'objections, dont quelques-unes sont capitales : Harper semble croire que le développement des asques sur l'ascogone a lieu suivant un schéma unique ; il sait comme nous cependant que la production

(1) Harper : *loc. cit.*, p. 67.

des asques se fait par des procédés nettement différents ; si nous prenons la formation en crochet, telle qu'elle existe chez la plupart des Pézizées, *il est difficile de faire admettre que l'avant-dernier article binucléé est plus favorisé au point de vue nutrition que ceux qui le touchent directement.* La difficulté est encore plus grande lorsque l'ascogone se segmente directement en articles binucléés ; pourquoi la division cellulaire *s'arrête-t-elle exactement lorsque le stade deux est atteint* ? Et lorsqu'il existe des mitoses conjuguées, comme chez les Basidiomycètes, *il devient nettement impossible d'invoquer une nutrition excessive due à la position de l'organe.* Le cas est semblable à celui des basides, et personne ne songera à expliquer la structure binucléée d'une baside par un supplément de nourriture, puisque cette structure est réalisée depuis un grand nombre de générations et n'a fait que se conserver, en restant indépendante de la question *nutrition.* Aussi, peut-on dire qu'il n'est pas exact d'avancer que « the excessive food supply prevents the separation of the two nuclei in the young ascus by the formation of a cell wall » ; cette explication n'a rien de scientifique ; c'est un argument *ad hominem.*

D'ailleurs, il n'est nullement prouvé qu'un *excès de nutrition* puisse être toujours un obstacle à la formation d'une cloison. Pour justifier cette idée, Harper nous rappelle que les conditions de l'assimilation deviennent de plus en plus difficiles au fur et à mesure de l'augmentation de volume d'une cellule, car la surface d'absorption ne croît que proportionnellement au carré du rayon, tandis que la masse de protoplasma augmente proportionnellement au cube du même rayon. Il arrive donc un moment où l'assimilation et la désassimilation se font équilibre ; la croissance cesse ; c'est alors qu'intervient la séparation en deux cellules par une cloison, division qui replace les cellules-filles dans des conditions de volume

et de surface favorables à une nouvelle croissance. Or Lubosch, en étudiant la croissance de l'œuf des animaux (1), a remarqué que l'abondance des réserves dans ces œufs, la présence de cellules nourrices, etc., ont pour effet de retarder la division cellulaire en fournissant à la cellule un supplément de nourriture qui lui permet de contrebalancer la diminution de la surface absorbante ; l'œuf augmente alors de volume tant que les réserves existent en quantité suffisante. La remarque de Lubosch est intéressante ; elle peut servir à expliquer l'augmentation de volume de certaines cellules, comme les oosphères, les cellules-mères, etc. ; mais on n'en saurait tirer cette conclusion que : « the case of the ascus is similar, an it seems entirely reasonable to assume that the excessive food supply prevents the separation of the two nuclei in the young ascus by the formation of a cell-wall. »

En effet, la cellule binucléée qui donnera l'asque soit directement, soit après *plusieurs générations*, n'est même pas dans les conditions voulues pour que les relations qui existent pour la nutrition d'une cellule entre son volume et la surface absorbante puissent lui être appliquées. Nous avons montré depuis longtemps que pour les hyphes des Champignons qui conservent la forme cylindrique et un diamètre généralement uniforme, les relations entre le volume et la surface absorbante ne se modifient pas (2) ; dès lors, la formation de nouvelles cloisons et d'articles plus nombreux ne replace pas les cellules-filles dans des conditions de volume et de surface plus favorables à une nouvelle croissance : c'est plutôt le phénomène inverse qui se produirait, par suite de la gêne qu'opposent les cloisons à la circulation.

(1) Lubosch : *Uber die Eireifung d. Metazoen.* (Ergeb. d. An. und Ent. Merkel u Bonnet, II, 709, 1901.)

(2) P.-A. Dangeard : *L'influence du mode de nutrition dans l'évolution de la plante* (Le Botaniste, 6e Série, p. 6.)

Il ne faut pas oublier, d'autre part, que l'ascogone, les hyphes ascogènes et les cellules binucléées à leur origine sont cylindriques ; par suite, là encore, les arguments d'Harper manquent complètement de base ; ils n'expliquent rien, malheureusement.

La question du plus ou moins grand nombre de noyaux par articles chez les Champignons cloisonnés est une des plus complexes qui existent ; elle ne saurait être résolue par des aphorismes ou des affirmations sans preuves. Il semble que les Champignons n'ayant pas, par la nutrition holophytique, la ressource de puiser le carbone dans le grand réservoir de l'atmosphère, ont été obligés de ménager cette substance ; les cloisons sont plus ou moins nombreuses suivant les aptitudes des espèces et des genres à se procurer dans la nutrition saprophytique ou parasite le carbone nécessaire.

La tendance va manifestement vers la cellule à une seule énergide, comme chez les êtres supérieurs, mais en passant par une série de transitions brusques ou ménagées dont il est actuellement impossible de dégager les causes secondaires.

Choisissons quelques exemples : si nous prenons un *Mucor*, le sporange est la partie de l'individu qui renferme sans aucun doute la *nourriture en excès* ; cependant c'est là seulement que nous trouvons un cloisonnement régulier qui manque dans le thalle ; retournant la conclusion d'Harper à propos de l'asque, on pourrait dire que « l'excessif supplément de nourriture *produit* la séparation des noyaux par des cloisons. On voit par là combien il faut être prudent dans l'appréciation d'un phénomène.

Passons au genre *Aspergillus* : toutes les espèces fournissent des conidies uninucléées ; seul l'*Aspergillus repens* donne de grosses conidies avec plusieurs noyaux. Ici, à la rigueur, on pourrait supposer que ces conidies sont mieux nourries que dans les autres espèces ; telle serait la cause

de leur structure plurinucléée. Même remarque en ce qui concerne les ascospores des Truffes à l'intérieur desquelles le nombre des noyaux est parfois assez élevé (1). Mais pourquoi, dans l'œuf des animaux, la croissance se fait-elle avec un seul noyau, tandis que dans ces deux exemples la croissance est accompagnée d'une multiplication du nombre des noyaux sans cloisonnement? D'autres ascospores, appartenant à des espèces voisines, se segmentent par des cloisons épaisses. Le rôle de la nutrition intervient certainement dans la division des noyaux ; mais la question *d'excès* ou *d'insuffisance* est sans doute secondaire dans leur mode de répartition. Nous croirions plus volontiers à *l'importance de la proportion des substances carbonées dans le protoplasma* et aux *tendances léguées par les espèces ancestrales.*

Il y a, en effet, un phénomène de descendance à invoquer lorsqu'il s'agit des appareils reproducteurs. Les spores reviennent ordinairement à la structure uninucléée, quel que soit le nombre des noyaux des cellules de l'organisme : quant aux gamètes, nous ne connaissons à la règle qu'une exception, celle de l'*Ancylistes Closterii*, que nous avons signalée en son temps (2).

Lorsque nous nous trouvons, comme pour l'asque, en face d'une structure partout identique, alors que dans le thalle on observe chez ces Ascomycètes la plus grande variabilité dans le nombre des noyaux, il est à présumer *que le phénomène n'est pas d'ordre purement végétatif* et *qu'il se rattache aux fonctions de reproduction*, ce dont Harper ne paraît pas se douter.

La cause qui amène la structure binucléée des cellules rentre ainsi dans la catégorie de celles qui provoquent la

(1) P.-A. Dangeard : *La Truffe* : recherches sur son développement, sa structure, sa reproduction sexuelle (Le Botaniste, 4e Série, p. 63).

(2) P.-A. Dangeard : *Les Ancêtres des Champignons supérieurs* (Le Botaniste, 9e Série).

fructification, soit en spores, soit en conidies, soit en gamètes, soit en cellules-mères.

Nous n'avons plus qu'à choisir dans ces diverses catégories les éléments dont la nature cadre le mieux avec les circonstances qui accompagnent ou suivent la formation de ces cellules binucléées.

Avec une cause d'ordre purement végétatif, comme l'*excès de nutrition*, qui empêcherait le cloisonnement des cellules de l'ascogone, on pourrait expliquer, — en admettant que l'hypothèse fût exacte — la *pluralité* des noyaux dans certains articles, mais non la *constance* du nombre *deux* pour toutes les espèces, avec des points de départ différents ; en d'autres termes, il y aurait forcément une grande irrégularité.

Etant donné qu'il s'agit d'un phénomène reproducteur, nous ne pouvons guère attribuer à ces cellules binucléées une autre valeur que celle de gamètes : 1° *parce qu'il y a fusion de deux énergides en un seul* ; 2° *parce que l'élément résultant de cette fusion germe en sporogone comme un œuf ordinaire* ; 3° *parce que la fusion nucléaire nécessite une réduction chromatique* ; 4° *parce que la formation des gamètes sur le gamétophore rappelle tout à fait la transformation des sporanges en conidiophores et se rattache à la même cause.*

Harper cherche à diminuer l'importance de la fusion des deux énergides et en particulier de la fusion nucléaire de l'asque, en rappelant que des fusions nucléaires de nature végétative ont été obtenues par Gerassimoff (1) dans les *Spirogyra* et par Nemec (2) dans les jeunes racines. Les expériences citées sont du plus haut intérêt : elles nous mettront peut-être sur la voie qui

(1) Gerassimoff : *Ueber die Grösse des Zellkerns* (Beitr. zum Bot. Centr. XVIII, 43, 1904).

(2) Nemec : *Ueber die Einwirk. des Choralhydr. auf die Kern und Zellteilung* (Jahr. f. wiss. Bot., XXXIX, 645, 1904.)

nous permettra d'expliquer un jour *la fusion des noyaux sexuels* ; mais il est trop évident qu'en ce moment elles ne se rapportent qu'à des phénomènes exceptionnels, souvent d'ordre tératologique, qu'à des manifestations irrégulières sans but pour la plante, et ne pouvant être confondus avec une fonction d'ordre général et ne souffrant pas d'exception.

Et aussi bien, nous voyons Nemec conclure de ses expériences que la fusion des cellules est, dans la reproduction sexuelle, la partie essentielle du phénomène, alors que la fusion nucléaire n'en est qu'une conséquence ; il ne va pas cependant jusqu'à nier l'importance physiologique de la copulation des noyaux.

Ceci nous montre simplement que lorsqu'on veut, comme Harper, essayer d'enlever aux fusions nucléaires des Champignons supérieurs *leur importance, leur intérêt et leur signification*, on se trouve entraîné fatalement à refuser cette même importance à la fusion des noyaux dans toute reproduction sexuelle.

Qu'on essaie, à l'aide d'expériences du genre de celles de Gerassimoff et de Nemec, à expliquer comment l'autophagie primitive, sans fusions nucléaires, a fait place en évolution à l'autophagie sexuelle accompagnée de la copulation des noyaux, nous applaudirons sans réserve aux résultats obtenus : ceux-ci ne pourront que nous aider à compléter nos connaissances actuelles sur l'évolution de la sexualité ; mais il ne nous déplaît nullement de constater que les explications qu'on nous propose au sujet de la karyogamie des Mycètes sont les mêmes que celles qui visent la reproduction sexuelle ordinaire. Quant à admettre que la fusion des cellules est le caractère essentiel de la fécondation, il faudrait pour cela faire abstraction des anastomoses si fréquentes entre cellules, ne rien comprendre aux communications des gamétanges entre eux, et enlever aux phénomènes sexuels

leur action si évidente sur le cycle du développement (1).

Sur le second point, *germination de l'asque en un sporogone*, on peut dire que l'analogie est manifeste, alors que la ressemblance de l'asque avec une cellule-mère ne peut guère se soutenir en l'état actuel des choses.

En effet, il importe peu, pour un sporogone, que le nombre des spores soit plus ou moins élevé ou qu'il soit fixe ; dans l'*Eremascus*, le sporogone contient huit spores ; il en renferme un grand nombre chez le *Dipodascus* ; les deux manières d'être existant dans les espèces primitives, nous ne serons pas surpris de les retrouver dans leur descendance. Les asques des Sordariées donnent parfois jusqu'à 64 ou 128 spores, alors que chez les Pézizées, l'asque fournit régulièrement huit spores.

Harper fait bon marché de ces différences qui le gênent dans ses comparaisons de l'asque avec une cellule-mère ; il ne veut envisager que le cas d'une triple division dans l'asque (2). Comme les cellules-mères ordinaires ne présentent qu'une double bipartition, l'explication de la troisième se présente d'elle-même ! Le noyau de l'asque serait quadruple par suite de la fusion nucléiare dans les gamétanges et de la fusion nucléaire dans l'asque ; la réduction chromatique exigerait, pour être complète, les trois bipartitions. A cela, il n'y a qu'un tout petit argument mais décisif qui s'ajoute aux différences déjà signalées. C'est que *la première fusion n'existe pas* ! Le raisonnement ne s'arrête pas là ; si les basides n'ont qu'une double bipartition pour la formation des spores, c'est parce que chez les Basidiomycètes la première fusion nucléaire a définitivement disparu ; là encore Harper néglige les cas où, comme chez les Ustilaginées par exemple, il existe une triple division nucléaire du noyau des spores.

(1) P.-A. Dangeard : *L'Evolution de la sexualité générale* (Revue des Idées, 15 janvier 1907).

(2) Harper : *loc. cit.*, p. 82.

L'hypothèse de l'asque cellule-mère exige une filiation venant des Floridées ; car nous ne trouvons rien chez les Champignons siphomycètes, Mucorinées ou Péronosporées qui puisse rappeler une cellule-mère. Là encore se manifeste la faiblesse des arguments de notre adversaire.

Nous croyons avoir démontré suffisamment que les ancêtres des Ascomycètes ne peuvent être cherchés ailleurs que chez les Champignons inférieurs oosporés (1). La chose est tellement évidente qu'elle devra forcément entraîner tous les suffrages ; or, cette origine des Ascomycètes ne peut s'allier avec les conceptions d'Harper. Aussi celui-ci se borne-t-il à envisager une filiation hypothétique avec les Floridées.

Comme il voit une difficulté réelle à homologuer les spores en chaînettes du carpospore des Floridées avec les ascospores endogènes des Ascomycètes, ce qui pourtant serait la seule façon logique de comparer les deux cycles du développement, il a proposé une autre solution. Mottier et Williams ayant avancé qu'une réduction chromatique intervient dans le tétrasporange des Floridées, il en conclut que si l'observation est exacte, l'asque, la baside, la téleutospore, sont homologues des tétrasporanges. Le carpospore, dans ces conditions, devrait être interprété comme un stade conidien intercalé dans le cycle de développement du sporophyte, comme le sont les stades écidies et urédospores dans le sporophyte des rouilles. Dans ces conditions, les asques correspondraient au tétrasporange et les Ascomycètes n'auraient aucun stade correspondant au carpospore des Algues rouges (2).

Cette hypothèse ne mérite guère les honneurs de la discussion ; pour en faire ressortir toute l'invraisemblance, il suffit de songer à l'*Eremascus* et aux formes voisines ;

(1) P.-A. Dangeard, *Le Botaniste*, IXe Série.
(2) Harper : *loc. cit.*, p. 86.

le produit direct et immédiat de l'œuf représenterait la reproduction asexuelle ordinaire comparable à la reproduction par tétrasporange des Floridées et les formations conidiennes devraient perdre leur signification classique, puisque rien ne permettrait plus de les rattacher au sporange, leur progéniteur ancestral.

Nous ne pousserons pas plus loin la critique des opinions qui tendraient à faire de l'asque une cellule-mère ; aussi bien, Harper, malgré tous les efforts qu'il a faits pour amoindrir nos résultats, en arrive-t-il parfois à la période des demi-aveux. Après avoir cherché à expliquer la présence de deux énergides dans l'asque, leur fusion et la réduction chromatique par des raisons d'ordre purement végétatif, il arrive à dire : « It is possible that the nuclear fusion in the ascus, arising wholly as I have described above in connection with the maintenance of the nucleo-cytoplasmic equilibrium in the large ascus cell, *may still functionally satisfy in some minor degree the requirements of a sexual fusion* in case, in the course of development, it should be brought about that the nuclei which so combine arise from a widely separated nuclear ancestry ». La preuve de l'origine différente et éloignée des noyaux qui se fusionnent est faite pour de nombreuses espèces : on s'explique mal dès lors que Harper nous reproche d'avoir attribué un caractère sexuel aux fusions nucléaires de l'asque. Même constatation au sujet des basides et des téleutospores à propos desquelles le même auteur écrit ceci : « Conjugate division may have arisen here, as it is perhaps beginning in *Pyronema* immediately prior to a nuclear fusion in the spore-mother cell, and have worked backward through the sporophyte, thus tending to *give more and more of a functional and sexual significance* to the fusion in the spore mother cell, until,

(1) Harper : *loc. cit.*, p. 72.

finally reaching the fertilized egg, the fusion of the pronuclei di sappeared (1) »

Quand nos adversaires les plus irréductibles arrivent à de telles conclusions, on peut bien juger que nous avions raison de constater au moment même de leur découverte que *les fusions nucléaires des asques et des basides représentent bien réellement la reproduction sexuelle des Champignons supérieurs.*

Le temps n'est peut-être pas éloigné — les citations précédentes en sont un symptôme — où nos contradicteurs d'autrefois arriveront à des conclusions complètement identiques aux nôtres et s'en attribueront la découverte ; l'histoire, dit-on, est un perpétuel recommencement.

Examinons maintenant la dernière interprétation, celle que nous avons proposée ; l'asque est un véritable sporogone dans toutes les espèces.

D

Brefeld et de Bary s'étaient fait de l'asque une opinion aussi juste que le permettait l'état des connaissances à leur époque. Le premier avait nettement vu les relations de cet organe avec le sporange ; mais persuadé de l'absence de sexualité chez les Champignons supérieurs, il ne pouvait songer à assimiler l'asque à un sporange provenant de la germination de l'œuf, c'est-à-dire à un sporogone. De son côté, de Bary s'attachait à la question des archicarpes qu'il croyait fonctionnels, et s'il était amené à considérer l'asque comme un sporogone ou une partie de sporogone, il négligeait les ressemblances de ce sporogone avec les sporanges ordinaires.

Reportons-nous un instant au développement de l'ancêtre phycomycète qui est le point de départ des Ascomycètes : on peut affirmer qu'il était plus ou moins

(1) Harper : *loc. cit.*, p. 87.

semblable au *Myzocytium vermicolum* : il possédait un thalle qui portait les sporanges : ce thalle représente, nous le savons, le stade sporophyte : à ce stade succédait le thalle portant les gamétanges, c'est-à-dire le gamétophyte. Les gamétanges donnent naissance à l'œuf qui provient de l'union de deux gamètes, et cet œuf germe en un nouveau sporange ou *sporogone* qui possède les caractères d'un sporange ordinaire. Nous remarquerons seulement que les noyaux des zoospores qu'il fournit proviennent du *noyau double de copulation.*

La considération attentive de ce développement nous montre donc l'existence d'un second sporange ou sporogone qui possède tous les attributs du premier, sauf *que les noyaux résultent des bipartitions successives d'un noyau double.*

Ajoutons à cela que ce seconds porange ou sporogone, par suite même des conditions dans lesquelles il se forme, n'est guère soumis aux influences qui ont entraîné la transformation du premier en appareil conidien.

Tout ce qui touche au mode de formation de l'œuf et à sa germination présente d'ordinaire un caractère de fixité que nous utilisons dans la détermination des grandes divisions du règne végétal, pour ne parler que de celui-ci. Chaque changement important correspond, le plus souvent, à l'évolution d'un nouveau rameau, d'une nouvelle souche, ou la prépare ; il en est ainsi des Briophytes et des Ptéridophytes : les Infusoires se font remarquer par un mode particulier d'autophagie sexuelle que nous connaissons par les travaux de Maupas ; sans aller aussi loin, à côté des Ascomycètes, les Saprolégniacées et les Zygomycètes sont caractérisés en grande partie par le mode de formation de l'œuf.

L'évolution du sporogone en conidiophore n'était pas d'ailleurs impossible, puisqu'elle s'est trouvée réalisée chez les Basidiomycètes ; mais on n'en reconnait pas moins facilement *que le sporange provenant de la germination de*

l'œuf était peu sensible aux influences extérieures, puisque la transformation en conidiophore s'est arrêtée à ses débuts chez les Basidiomycètes, fournissant ainsi le caractère nouveau et de grande fixité qui a présidé à la délimitation de cette classe de Champignons.

Nous insistons sur ce fait que l'ancêtre des Ascomycètes plus ou moins voisin du *Myzocytium vermicolum*, possédait deux sortes de sporanges, l'un susceptible de se transformer en conidiophore de formes variées, le second, d'origine sexuelle, étant rebelle à l'influence du milieu.

Etant donné que l'asque montre une parenté indiscutable avec le sporange et que, d'autre part, nous ne pouvons le rattacher ni au sporange asexuel ni au gamétange, il ne nous reste plus qu'à le comparer au sporogone, c'est-à-dire au sporange provenant de la germination de l'œuf.

Nous disposons, pour cette comparaison, d'un critérium de grande valeur. Le sporogone est le seul organe dans lequel le noyau des spores provienne d'un noyau double de copulation : nous ne connaissons à cette règle aucune exception, soit dans le règne végétal, soit dans le règne animal. Si nous trouvons à l'origine de l'asque, ce noyau double de copulation, il y a donc de grandes chances pour que l'asque soit un sporogone ; or personne, à l'heure actuelle, ne met plus en doute l'existence de ce noyau double de copulation.

Si l'asque est un sporogone, nous nous expliquons très simplement la parenté de cet organe et du sporange, ainsi que la phylogénie des Ascomycètes.

L'ancêtre phycomycète, voisin des Chytridiacées supérieures, a comme formule du développement :

Sporophyte, Sporanges + Gamétophyte, Gamétanges, Œuf, Sporogone.

Sous l'influence de la vie aérienne, les sporanges du sporophyte sont devenus des conidiophores de formes variées chez les Ascomycètes.

Dans les Ascomycètes inférieurs, la première partie de la formule a seule été ainsi modifiée, et pour l'*Eremascus*, comme pour le *Dipodascus*, nous avons :

Sporophyte, Conidiophores + Gamétophyte, Gamétanges, Œuf, Sporogone.

Il est tout à fait impossible de refuser le caractère d'un sporogone à l'asque de ces deux genres ; les conditions de sa formation sont exactement semblables à celles d'un sporogone de *Peronospora* ou d'*Albugo* ; sa parenté avec le sporange asexuel est par suite indiscutable.

La difficulté ne commence que pour les autres Ascomycètes plus élevés en organisation, là où les asques ne sont plus en relation de contact avec les gamétanges ou leurs vestiges.

En effet, si tout le monde considère comme naturelle la transformation des sporanges en conidiophores, beaucoup refusent d'admettre que les gamétanges ont pu subir une transformation progressive identique et devenir des gamétophores. Un sporange peut n'être plus fonctionnel; un gamétange qui est son équivalent dans la reproduction sexuelle, n'aurait pas la même latitude.

Là se trouve cependant le nœud de la question ; avec des gamétophores, la formule du développement des Ascomycètes devient : *Sporophyte, Conidiophores + Gamétophyte, Gamétophores, Œuf, Asque.*

L'asque conserve sa nature de sporogone et sa parenté avec le sporange ; les fusions nucléaires qui se trouvent à l'origine possèdent nettement le caractère sexuel.

L'alternance de générations est celle qui a été transmise par les Champignons siphomycètes ; c'est l'alternance ordinaire et primitive : successions de sporophytes auxquels succède le stade gamétophyte (1).

(1) P.-A. Dangeard : *L'évolution de la sexualité générale ; son importance dans le cycle du développement des végétaux et des animaux* (Revue des Idées, 15 janvier 1907).

C'est d'après ce schéma du développement que seront établies nos descriptions ; d'ailleurs, assez souvent, les deux thalles, sporophyte et gamétophyte, offrent des caractères distincts permettant de les reconnaitre, ce qui vient corroborer l'exactitude de cette distinction.

Un problème se présente qui, bien que ne s'appliquant à aucun des cas que nous avons étudiés chez les Ascomycètes, pourrait être envisagé à propos des Basidiomycètes.

Dans la formule générale : *Sporophyte, Conidiophores* + *Gamétophyte, Gamétophores, Œuf, Sporogone,* les conidiophores qui ont remplacé les sporanges sont fréquemment de plusieurs sortes pour une même espèce; *a priori*, il ne serait pas impossible que les gamétophores puissent aussi se montrer sous plusieurs formes dans une même espèce.

Nous avons déjà mis en avant cette hypothèse à propos de Urédinées (1) ; les écidies représenteraient des gamétophores, au même titre que les urédospores et les téleutospores ; il y aurait simplement une sorte de parthénogénèse pour les deux premiers appareils de fructification ; nous aurons peut-être l'occasion de revenir sur ce point d'une manière plus explicite à la fin de ce mémoire. En tout cas, l'hypothèse se concilierait peut-être avec les observations de Blackman (2) et de Christman (3) ; les cellules qui, d'après ces auteurs, se fusionnent à l'origine de l'écide, correspondraient, dans notre interprétation, aux vestiges des gamétanges chez les Ascomycètes ; pour se prononcer plus affirmativement, il faudrait savoir d'une manière certaine si ces fusions de cellules existent réellement ou si les auteurs en question n'ont point été induits en erreur par des apparences trompeuses.

(1) P.-A. Dangeard : *Recherches sur le développement du périthèce des Ascomycètes*, Historique, p. 136-137 (Le Botaniste, 9e Série).

(2) Blackman : *On the fertilization, alternation of generations and general cytology of the Uredineæ* (Ann. Bot., XVIII, 1904).

(3) Christman : *Sexual reproduction in the Rusts* (Bot. Gaz., XIX, p. 207).

DESCRIPTION DES ESPÈCES

Après avoir montré que les Ascomycètes ont pour ancêtres les Champignons voisins des Chytridiacées supérieures, nous irons plus loin : nous allons essayer de fixer leurs principales lignes d'évolution ; elles correspondent aux diverses transformations subies par les gamétanges et par le sporogone ; leur importance est très inégale; on s'en rendra compte facilement par le tableau suivant.

On est amené tout d'abord à considérer les espèces qui possèdent encore des gamétanges fonctionnels et constituent une première section, celle des *Gamétangiées* ; elle ne renferme jusqu'ici, à notre connaissance, que deux genres, *Dipodascus* et *Eremascus*.

La seconde section est celle des *Gamétophorées* ; ici les gamétanges ont disparu ou ne sont plus qu'à l'état de vestiges ; on trouve à leur place des gamétophores.

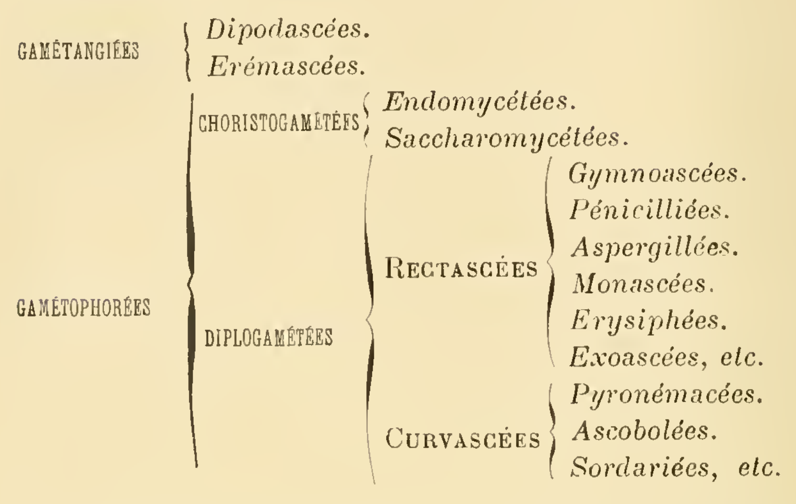
Dans ces Gamétophorées, il existe une distinction importante ; quelques genres possèdent des gamétophores à gamètes distincts ; on établira pour eux la division des *Choristogamétées* (de χωριστος, séparé).

Tous les autres Ascomycètes ont évolué avec des gamétophores produisant des diplogamètes : la division des *Diplogamétées* comprend la grande majorité des Ascomycètes.

Les *Diplogamétées* pourront, malgré une ou deux exceptions apparentes, être séparées en deux groupes, selon que les diplogamètes se forment en séries ou en crochet : on aurait alors les *Rectascées* et les *Curvascées*.

Les Diplogamétées constituent le rameau principal d'évolution ; les autres représentent soit des stades intermédiaires comme les Gamétangiées, soit des rameaux secondaires sans grande importance, comme les Choristogamétées.

Cette nouvelle classification peut être résumée dans le tableau suivant :



Nous suivrons cette classification dans notre étude du développement des espèces, en nous attachant à mettre en évidence les principes sur lesquels elle repose et sa concordance avec les phénomènes d'adaptation. Cependant, comme on ne connaît pas encore suffisamment le mode de formation de l'asque chez un grand nombre de familles et d'espèces, nous remplacerons les titres de « Rectascées » et de « Curvascées » par les noms plus anciens de « Périsporiacées », « Discomycètes » et « Pyrénomycètes ». Les recherches de nos successeurs montreront si nous avons eu raison de croire à l'importance du mode de formation de l'asque en classification.

GAMÉTANGIÉES

La formule du développement chez l'ancêtre des Ascomycètes est :

Sporophyte, Sporange + Gamétophyte, Gamétange + Œuf + Sporogone.

Dans tous les Ascomycètes que nous connaissons, le

sporophyte ne porte plus de sporanges : ces organes sont transformés en conidiophores sous l'influence de la vie aérienne. Ordinairement, ces conidiophores ne rappellent plus en rien le sporange auquel ils doivent leur origine, *Penicillium* ; d'autres fois, comme chez les *Aspergillus*, il existe encore un renflement analogue à celui du sporange ordinaire, qui indique la parenté et l'équivalence de ces deux modes de fructification. Ce qui nous paraît excessivement intéressant, c'est que la forme en pinceau du conidiophore des *Penicillium* peut encore faire retour dans certaines conditions à une forme arrondie rappelant celle de l'ancien sporange. Dans tous les cas, cependant, les spores sont exogènes.

Les gamétanges ont opposé une résistance plus grande aux mêmes facteurs de l'évolution ; nous trouvons tous les intermédiaires entre des gamétanges qui sont encore fonctionnels et des vestiges à peine reconnaissables de ces mêmes organes.

Si les gamétanges sont encore fonctionnels, la formule du développement est :

Sporophyte, Conidiophores Gamétophyte, Gamétange + Œuf + Sporogone.

Si les gamétanges ont disparu ou ne fonctionnent plus, on a :

Sporophyte, Conidiophores + Gamétophyte, Gamétophores + Œuf + Sporogone.

La reproduction asexuelle comprend donc, chez les Ascomycètes, l'étude du sporophyte avec la manière d'être des conidiophores et leurs variations dans les diverses espèces : de même la reproduction sexuelle comprend l'étude du gamétophyte, des gamétanges *et des appareils qui ont remplacé ces derniers organes lorsqu'ils ont disparu.*

La présence de gamétanges chez deux genres d'Ascomycètes inférieurs nous est d'un grand secours : elle met hors de doute les relations de parenté directe qui existent

entre Chytridiacées supérieures, Péronosporées et Ascomycètes.

D'un autre côté, nous saisissons quelle a été la nature de la première transformation dans le fonctionnement des gamétanges, celle qui a préparé les autres ; l'œuf formé germe immédiatement ; cette *germination immédiate de l'œuf est un caractère commun à tous les Ascomycètes*, et *nous verrons bientôt comment cette germination immédiate a dû contribuer au développement des gamétophores, en ne laissant pas aux noyaux sexuels le temps de se joindre et de s'unir.*

Dans les Gamétangiées, nous ne plaçons que les genres dont les gamétanges sont encore fonctionnels ; une espèce, le *Dipodascus albidus*, a été suffisamment étudiée jusqu'ici au point de vue histologique ; son étude montre d'une façon incontestable que le *premier des Ascomycètes* n'est autre chose que le *dernier* des Phycomycètes, ce qui suffirait à écarter toute idée de filiation avec les Floridées.

Les Gamétangiées comprennent deux familles qui ont respectivement pour types le genre *Dipodascus* et le genre *Eremascus*.

1° Dipodascées.

Les caractères de cette famille sont ceux du *Dipodascus albidus* ; d'autres espèces viendront peut-être se joindre plus tard à celle-ci ; en ce moment, elle est la seule qui soit suffisamment connue pour fournir une base solide de discussion.

Dipodascus albidus Lagerh.

Cette espèce a été découverte par Lagerheim aux environs de Quito ; elle se trouvait, mélangée à d'autres, au milieu du liquide gommeux provenant de sections faites à une Broméliacée du genre *Puya*. Lagerheim a cultivé

cette espèce sur divers milieux et il en a donné une excellente description (1).

Juel a retrouvé le *Dipodascus albidus* en Suède, végétant en compagnie d'un *Fusarium* sur un tronc de bouleau qui avait été abattu pendant l'hiver et avait produit une sécrétion abondante recouverte par une végétation mycélienne ; il a pu ainsi entreprendre l'étude histologique de cette espèce (2). Ce savant a bien voulu nous procurer une de ses cultures ; il nous a communiqué également deux préparations, dont l'une, traitée par la triple coloration de Flemming après inclusion dans la paraffine, est de toute beauté.

Nous avons cultivé ce Champignon assez longtemps sur les divers milieux déjà employés par Lagerheim : pomme de terre, gélatine nutritive, jus de fruits, etc. ; il se développe avec une très grande rapidité, variant d'aspect selon la nature des milieux et leur consistance fluide ou solide ; c'est tantôt une mousse blanche floconneuse, abondante comme celle qui se développe à la surface d'une décoction de jus de pruneaux, ou bien avec l'agar-agar un revêtement mince d'aspect pulvérulent.

Il n'existe pas de différence très sensible entre le mycélium situé à l'intérieur du milieu nutritif et celui qui revêt la surface ; ce mycélium est constitué par des filaments ramifiés dont le diamètre varie entre 6 et 10 μ ; ces filaments sont cloisonnés en articles de longueur très variable ; les rameaux prennent naissance le plus ordinairement au-dessous des cloisons. (Pl. I, fig. 1.) Les articles inférieurs se vident de leur contenu progressivement, et le protoplasma s'accumule à l'extrémité des rameaux où se trouvent fréquemment de très longs

(1) Lagerheim : *Dipodascus albidus* (Pringsheim's Jarbuch., Bd. XXIV, 1892).

(2) Juel : *Ueber Zell. Befruch und Sporen, bei* Dipodascus (Flora Bd. 91, 1902).

articles. Le mycélium, ordinairement d'un beau blanc, prend parfois une teinte jaunâtre qui provient sans doute d'une substance empruntée au milieu nutritif.

Tous les articles sont plurinucléés, ainsi que l'a établi Juel ; s'il s'agit de la portion moyenne des filaments, le protoplasma est disposé en couche pariétale et il forme çà et là des diaphragmes et des trabécules dans lesquels sont placés les noyaux (Pl. I, fig. 2) ; dans les articles terminaux le protoplasma est dense et les noyaux sont répartis dans la masse.

Ces noyaux sont très petits, 2 μ environ ; ils sont constitués par une membrane à double contour, un nucléole central et du hyaloplasme dans l'intervalle ; la petitesse de ces noyaux, l'absence de granulations chromatiques ou de réseau permettent d'expliquer les difficultés que l'on rencontre ici dans l'étude de la division nucléaire. Juel avoue n'avoir jamais vu dans ses préparations que des noyaux à l'état de repos. Nous avons été plus heureux, puisque nous avons observé des stades de mitose caractéristiques dans l'asque, mais jamais, il est vrai, dans le mycélium.

Normalement, nous devrions trouver chez ce Champignon, qui possède des affinités incontestables avec les Siphomycètes, une reproduction par sporanges et une reproduction par gamétanges.

Cette dernière existe bien, mais la première a disparu et se trouve remplacée par une formation d'oïdies ; ces oïdies ne sont autre chose que des articles qui s'isolent en chaînettes à l'extrémité des filaments ; comme les articles qui leur donnent naissance, ces oïdies renferment un plus ou moins grand nombre de noyaux (Pl. I, fig. 3).

Tandis que chez la plupart des espèces, il se produit souvent plusieurs générations de spores asexuelles avant que la reproduction sexuelle apparaisse, ici, la formation

d'oïdies est ordinairement précédée par la reproduction sexuelle; on peut d'ailleurs observer sur le même filament du thalle, d'un côté les gamétanges, de l'autre côté une chaînette d'oïdies. La chose n'a rien qui puisse surprendre, puisque chez le *Myzocytium vermicolum* (1), nous avons vu des sporanges placés à côté de gamétanges ; la distinction en sporophytes et gamétophytes n'est pas absolue ; le thalle est parfois un sporogamétophyte.

Lagerheim, qui plaçait le *Dipodascus* dans les *Hemiasci*, désignait les asques de cette espèce sous le nom de sporanges et considérait comme gamètes les deux articles copulateurs qui donnent naissance à ces asques.

Juel remplace l'expression de gamètes par celles de pollinodes et de carpogones, pour se conformer à la terminologie proposée par de Bary dans le développement du périthèce ; quant au sporange provenant de la fusion, il ne le considère pas comme un asque, mais plutôt comme l'équivalent d'un périthèce : « Dem Sporenschlauch von *Dipodascus* kann demgemäss nicht mit einem einzelnen Ascus homolog sein. Er entspricht vielmehr dem ganzen Zellkomplex, der aus dem befruchteten Carpogon eines Ascomyceten entwickelt wird, also im Grunde einer ganzen Ascusfrucht (2). »

Nous avons assez insisté dans la partie de notre travail qui concerne les « ancêtres des Ascomycètes » pour que chacun puisse se faire une opinion exacte de la signification qui doit être attribuée à la reproduction sexuelle du *Dipodascus*, et de la valeur des organes qui prennent part à cette reproduction. En réalité, les rameaux copulateurs du *Dipodascus* sont de simples gamétanges analogues à ceux des Chytridiacées supérieures, des Péronosporées et des Mucorinées.

(1) *Le Botaniste*, 9e Série.
(2) Juel : *loc. cit.*, p. 54.

Ces gamétanges se montrent dans les cultures au bout de deux ou trois jours ; ils ne se forment pas à l'intérieur du milieu nutritif, mais seulement au voisinage de la surface. Assez fréquemment, ce sont deux rameaux qui se sont développés sur un même filament, de chaque côté d'une cloison (Pl. I, fig. 4); d'autres fois, ce sont des rameaux appartenant à des filaments différents (Pl. I, fig. 1,3). Nous avons remarqué que certaines cultures présentaient presque exclusivement ce dernier mode ; cela nous a paru en rapport avec une végétation active comportant une poussée de filaments dressés, parallèles, au lieu d'un enchevêtrement quelconque de filaments ; ce point mériterait peut-être de fixer l'attention, par comparaison avec ce qui a lieu chez les Mucorinées d'après les recherches de Blakesle (1) et de Boleslas Namyslowski (2).

Dans le cas où ils sont sur le même filament, ils se développent de chaque côté de la cloison ordinairement à son contact immédiat.

D'après Juel, ces rameaux sont d'abord identiques, et il est impossible de déterminer lequel des deux jouera le rôle mâle ou femelle ; ce n'est qu'après leur mise en contact vers le sommet et après disparition de la cloison mitoyenne à ce niveau que se produit la différenciation sexuelle ; tandis que la cellule femelle ou *carpogone* croîtra à son sommet, le pollinode ou cellule-mâle n'augmentera plus de volume.

Nous ne partageons pas complètement cette manière de voir ; il est facile, le plus souvent, de distinguer le rameau mâle du rameau femelle ; celui-ci fait son apparition le premier ; son développement est en légère avance (Pl. I, fig. 4, 5) ; le cytoplasme qu'il contient est dense, chroma-

(1) A. F. Blakesle : *Sexual reproduction in the Mucorineæ* (Proc. of the American Acad. of Arts and Sciences, vol. XI, 1904).

(2) *Rhizopus nigricans et les conditions de la formation de ses Zygospores* (Bull. de l'Acad. des Sc. de Cracovie, 1906).

tique, avec une ou plusieurs petites vacuoles. Le second reste plus petit ; son cytoplasme est souvent moins chromatique ; ses noyaux sont moins nombreux.

Lorsque les rameaux copulateurs arrivent à se toucher par leur sommet, ils s'isolent du filament par une cloison basilaire ; les deux gamétanges sont constitués ; l'un va jouer le rôle d'anthéridie, l'autre le rôle d'oogone (Pl. I, fig. 6, 7).

Le nombre des noyaux de ces gamétanges varie ; il est d'une dizaine en moyenne ; mais il peut être, selon les cas, inférieur ou supérieur à ce chiffre ; à ce moment, les noyaux, autant qu'on peut en juger, sont tous semblables, et ils ressemblent à ceux du système végétatif.

Au moment de la mise en contact des deux gamétanges, l'oogone qui, au point de vue de la croissance, se trouve en avance sur l'anthéridie, coiffe pour ainsi dire celle-ci ; les deux organes ne tardent pas à communiquer largement ; c'est à ce moment précis que s'effectue la fécondation, et tandis que le volume de l'anthéridie reste stationnaire, l'oogone va continuer à se développer au sommet pour donner l'asque.

Juel a remarqué qu'aussitôt après la mise en communication des deux organes, un gros noyau apparaissait au milieu des autres, soit dans le canal de communication, soit plus fréquemment dans l'oogone ; il en a conclu, non sans raison, que ce noyau était un noyau double, un noyau de copulation.

Nous nous sommes efforcé d'élucider ce point, et nous croyons avoir réussi ; nous avons d'abord essayé de voir si parmi les noyaux mâles de l'anthéridie et les noyaux femelles de l'oogone, il en était un qui par sa structure ou ses propriétés paraissait différer des autres ; nous n'avons pu constater la moindre différence, ce qui s'explique d'ailleurs, puisque tous ont la valeur de noyaux de gamètes.

Par contre, au moment même où s'établit la communication, la distinction devient possible ; nous avons figuré les deux noyaux copulateurs au contact ; la fusion s'opère dans l'oogone au niveau du canal ; ces noyaux se distinguent des autres par un diamètre plus grand et par un nucléole plus gros (Pl. I, fig. 10, 11). Nous croyons même avoir fait la distinction de ces noyaux avant qu'ils entrent en contact ; l'un dans l'oogone montrait des granulations chromatiques comme s'il était à la prophase ou à l'anaphase d'une mitose, le second dans l'anthéridie avait un nucléole plus gros que celui des autres noyaux mâles et un nodule chromatique contigu à la membrane (Pl. I, fig. 9). Nous ne serions nullement surpris que les noyaux destinés à copuler subissent une mitose préparatoire à la fécondation, comme la chose a lieu dans l'*Ancylistes* et les Péronosporées.

La copulation s'opère très rapidement et le noyau double de fusion émigre dans le prolongement de l'oogone qui va devenir l'asque (Pl. I, fig. 7, 8).

Juel considère comme noyaux végétatifs les autres noyaux de l'anthéridie et de l'oogone. Il suffit de se reporter aux phénomènes qui se passent dans un *Mucor* ou dans un *Albugo* pour être convaincu que ce sont des noyaux de gamètes inutilisés ; le protoplasma de ces gamètes et leurs noyaux serviront à assurer le développement de l'œuf résultant de l'union des deux gamètes privilégiés. La fécondation et la formation de l'œuf du *Dipodascus* rappelle de très près celle de l'*Albugo candida* ; elle n'en diffère que sur deux points d'importance secondaire : *le périplasme ne se différencie pas de l'ooplasme au point de vue morphologique*, et *la germination de l'œuf en sporogone est immédiate.*

Est-ce à dire que le périplasme n'existe pas ? Ce serait une erreur de le croire : tous ces noyaux de gamètes vont persister, se diviser même, et quelques-uns existeront

encore au moment de la formation des spores, à laquelle ils ne prendront d'ailleurs aucune part. L'épiplasme avec débris de noyaux qui existe chez le *Dipodascus*, représente à tous égards le périplasme d'un *Albugo*.

Si la chose n'a pas été reconnue plus tôt, c'est que dans le *Dipodascus* la germination de l'œuf est immédiate.

Juel a bien distingué l'origine différente des noyaux qui se trouvent dans l'asque; les uns proviennent du noyau de copulation, les seconds dérivent des autres noyaux des rameaux copulateurs ; ce savant n'a cependant vu aucune mitose.

Pendant les premiers temps de la croissance de l'asque, le noyau de fusion reste indivis ; il se porte vers le milieu du sac où nous le retrouvons au milieu d'un protoplasma dense renfermant quelques grandes vacuoles vers la base (Pl. I, fig. 15 ; Pl. II, fig. 1) ; les autres noyaux qui l'entourent sont distribués irrégulièrement : leur nombre ne paraît pas avoir augmenté. Le gros noyau entre en division à ce moment et les deux nouveaux noyaux se distinguent encore facilement des autres (Pl. I, fig. 14 ; Pl. II, fig. 2) ; nous leur retrouvons cet aspect fragmenté du nucléole qui fait songer à un stade de plaque équatoriale ; dès la seconde bipartition et la troisième bipartition, il devient difficile de reconnaître cette génération de noyaux au milieu des autres.

C'est cependant à cette troisième bipartition que nous avons réussi à distinguer le dernier stade de la mitose : chacun des noyaux en division présentait à ses deux extrémités un globule chromatique ; entre ces deux sphérules s'étendait un cylindre finement granuleux ou strié et très distinct du cytoplasme (Pl. II, fig. 3) ; en somme il s'agissait nettement d'un stade tonnelet. Nous avons quelques raisons de penser que certains aspects de noyaux dans lesquels le nucléole se trouve remplacé par trois ou quatre granulations chromatiques pourraient bien correspondre

au stade de la plaque équatoriale, mais la difficulté du sujet est telle que nous avons dû renoncer à voir les traces du fuseau à ce stade ; il était par contre nettement visible au stade tonnelet sur les noyaux en division (Pl. II, fig. 3).

Pendant ces bipartitions, le sac s'allonge davantage ; il est rempli d'un protoplasma dense, chromatique, formant des mailles allongées dans le sens de l'axe ; en descendant vers la base, ces mailles deviennent plus larges ; le protoplasma se raréfie et ne forme plus que des trabécules irréguliers au voisinage de la paroi. La distribution des noyaux n'offre alors rien de caractéristique : on en retrouve jusque dans les rameaux copulateurs ; on ne saurait distinguer ceux qui proviennent du noyau de l'œuf et qui sont destinés aux spores, des autres noyaux venant des gamétanges (Pl. II, fig. 4).

Au moment de la sporulation, l'asque se prolonge, en un col cylindrique qui servira à la sortie des spores. Juel a observé à ce moment deux sortes de corpuscules; les uns qui sont très nombreux se présentent sous l'apparence de sphérules qui ont la grosseur que présentaient les noyaux dans les stades précédents ; mais ces sphérules sont constituées par une substance entièrement homogène et se colorent faiblement ; les autres corpuscules, un peu moins nombreux que les précédents, sont des noyaux ordinaires nucléolés. La nature des premiers corpuscules est restée douteuse pour Juel, et il ignore s'il s'agit de jeune spores ou de noyaux ; voici d'ailleurs comment il s'exprime : « Die Natur dieser Korper scheint mir zweifelhaft. Einerseits scheinen sie in ihrem Auftreten, so wie in ihrer Grösse den Kernen des vorigen Stadiums zu entsprechen, aber andererseits deutet ihr ganzes Aussehen darauf hin, dass sie mit den jungen Sporen der Folgenden Stadien identisch sind » (1).

(1) Juel : *loc. cit.*, p. 50.

Cette dernière opinion est seule exacte ; ces corpuscules ne sont pas des noyaux, mais de jeunes spores. Chez les Ascomycètes, les spores apparaissent souvent dans l'asque avec des dimensions voisines de celles qu'elles auront à maturité ; mais parfois, comme dans la Truffe, comme dans les *Podospora*, etc., les spores, au début, ne présentent qu'une mince couche de cytoplasme autour du noyau, et leur volume augmente jusqu'à atteindre les dimensions définitives ; c'est le cas du *Dipodascus*.

La sporulation se fait de la manière suivante : le nombre des noyaux du sac est devenu très élevé par suite des mitoses qui ont porté sur les deux sortes de noyaux : ceux qui proviennent du noyau de fécondation deviennent chacun le centre d'une spore ; ils s'entourent d'une mince couche de protoplasma homogène et dense. Il faut de bonnes colorations pour retrouver le noyau dans ces corpuscules ; ce noyau est très petit et occupe en général une position un peu excentrique, il est nucléolé (Pl. II, fig. 5).

Ces jeunes spores sont plus ou moins éloignées les unes des autres ; les intervalles sont remplis par du cytoplasme de rebut, contenant les autres noyaux destinés à disparaître et qui perdent peu à peu par dégénérescence leur structure typique.

Les spores grossissent sans montrer tout d'abord de membrane bien nette ; dans quelques-unes, la partie centrale est plus claire comme dans une levure ; bientôt la membrane devient nette ; elle s'épaissit, présente un caractère gélatineux dans sa couche externe, et les spores, pressées les unes contre les autres, prennent souvent un contour polygonal ; à leur intérieur se voit le noyau unique du début qui est resté très petit (Pl. II, fig. 6).

La membrane du col se gélifie au sommet et les spores sortent en file par l'ouverture ; le peloton s'enroule et forme une masse arrondie dans laquelle ces spores se trouvent

retenues ensemble un certain temps par une substance gélatineuse intermédiaire ; celle-ci se dissolvant peu à peu dans l'eau met les spores en liberté (Pl. II, fig. 7, 8).

Lagerheim a dessiné des spores germant à l'intérieur même de l'asque (Pl. II, fig. 9) ; il a indiqué d'autre part l'augmentation de volume considérable qu'elles présentent au bout de quelque temps lorsqu'on les sème dans une solution nutritive.

Le même savant a signalé l'existence sur les myccéliums âgés et à moitié détruits, de gemmes, c'est-à-dire d'articles intercalaires plus ou moins renflés et irréguliers renfermant du protoplasma.

Le *Dipodascus*, par son mycélium, par ses noyaux, donne l'impression d'une parenté étroite avec les Phycomycètes ; il diffère de ceux-ci, il est vrai, par la présence de cloisons qui divisent le thalle en articles ; mais on ne saurait oublier que cette différenciation est déjà commencée chez les *Myzocytium*, les *Ancylistes*, etc. ; elle a eu pour point de départ la formation des sporanges ; chaque article a d'abord fragmenté tout son protoplasma en spores ; puis certains articles sont devenus stériles ; le nombre de ceux-ci a augmenté rapidement, et nous avons eu des thalles ne possédant plus que quelques rameaux fertiles ayant la valeur de sporanges ou de gamétanges.

Nous venons d'examiner les gamétanges du *Dipodascus* et la manière dont ils donnent naissance au sporogone ; ordinairement ces organes sont rares, et ils n'apparaissent qu'en fin de végétation ; ici, les gamétanges sont nombreux et on les trouve dès le début des cultures. Par contre, l'espèce ne produit plus de sporanges, elle se contente de former des oïdies; l'extrémité des rameaux se fragmente en articles de longueur et de grosseur variables qui s'isolent (Pl. II, fig. 10) ; chacun de ces articles renferme plusieurs noyaux ; les oïdies semées en culture germent rapidement en fournissant un nouveau mycélium.

Bien que la formation des oïdies ne présente pas avec la reproduction sexuelle l'alternance habituelle, nous pensons néanmoins qu'elle tient la place de la reproduction asexuelle par sporanges. On sait que dans un *Pythium* ou un *Peronospora*, les conidies germent soit en donnant des zoospores, soit en fournissant un mycélium; dans ce dernier cas, la différence avec les oïdies est bien faible ; elle est encore plus faible si on s'adresse aux conidies des Syncéphalidées qui sont en réalité des oïdies.

Juel n'a pas hésité à comparer la reproduction du *Dipodascus* à celle des Péronosporées ; il ne voit avec raison aucune différence appréciable entre l'anthéridie du *Cystopus candidus*, du *Pythium de Baryanum* et du *Peronospora parasitica* et le pollinode du *Dipodascus* ; dans les deux cas, ces organes sont plurinucléés et un seul noyau mâle est utilisé. Mais il se refuse à étendre l'assimilation au gamétange femelle, parce que dans les premières espèces l'oosphère ainsi que l'œuf sont nettement délimités dans l'oogone. « Das weibliche Organ dieser Arten ist dagegen kein Carpogon, wie bei Dipodascus, sondern ein Oogon, das ein einkerniges, besonders nach der Befruchtung scharf umgrenztes Ei enthält..... » (1).

Ces différences n'ont cependant aucune importance, car le résultat final est le même. Dans les deux cas, le noyau de l'œuf fournit ceux des spores à la suite de plusieurs bipartitions, et les noyaux des gamètes sacrifiés restent inutilisés et entrent en dégénérescence après ou sans division préalable. Chez les Péronosporées, cette dégénérescence se produit dans les deux gamétanges ; dans le *Dipodascus*, elle a lieu à la fois dans les deux gamétanges et le sac sporifère.

Mais il est facile de voir que ce dernier procédé dérive

(1) Juel : *loc. cit.*, p. 53.

du précédent phylogénétiquement et qu'il a pour cause la germination immédiate de l'œuf; l'absence d'une différenciation morphologique entre l'épiplasme et l'ooplasme ne doit pas nous surprendre, car chez les Mucorinées, le protoplasme des gamètes sacrifiés ne se distingue pas davantage de l'ooplasme des énergides sexuels ayant copulé.

Juel, trompé comme beaucoup d'autres par les travaux d'Harper, exprime l'idée que le sac sporifère du *Dipodascus* n'est pas un asque, mais représente plutôt l'ensemble complexe de cellules qui proviennent chez les autres Ascomycètes du carpogone ; le genre *Dipodascus* occuperait une position intermédiaire entre les Phycomycètes et les Ascomycètes, tout en restant séparé de chacun de ces groupes par un intervalle assez considérable.

Nous ne partageons pas cette opinion ; il n'existe aucune différence sensible entre le sporogone du *Dipodascus* et celui de l'*Albugo candida* ; les relations sont plus étroites, au point de vue de la formation de l'œuf entre ces deux genres, qu'entre les diverses espèces d'*Albugo* ; dans ces conditions, le passage des Phycomycètes au *Dipodascus* se fait presque insensiblement et se trouve caractérisé par la germination immédiate de l'œuf en sporogone. D'un autre côté, il est bien difficile de ne pas reconnaitre dans le sac sporifère du *Dipodascus* le prototype de l'asque des Ascomycètes, surtout lorsque nous aurons essayé de suivre pas à pas la marche même de l'évolution.

Un fait qui nous aidera à comprendre les modifications qui se sont produites à partir du *Dipodascus* s'est présenté dans nos cultures d'une manière fortuite, et nous regrettons vivement maintenant de n'y avoir pas attaché tout d'abord l'importance qu'il méritait.

Certaines de ces cultures s'étaient trouvées presque inondées par suite d'une condensation abondante de vapeur d'eau ; or, dans ces conditions, un certain nombre

d'asques présentaient un commencement de ramification ; nous en avons dessiné deux dans ces conditions ; le premier qui contenait un protoplasme creusé de nombreuses vacuoles ne possédait qu'un rameau (Pl. II, fig. 12) ; le second, qui renfermait un protoplasma grossièrement granuleux montrait deux rameaux dont l'un déjà assez long (Pl. II, fig. 11).

Il faut voir, selon nous, dans cette ramification d'ordre tératologique, l'indication de ce qui s'est produit au cours de l'évolution des Ascomycètes, alors que les gamétanges n'étant plus fonctionnels, l'ascogone s'est ramifié en hyphes ascogènes, reportant ainsi à quelques générations nucléaires en arrière le pouvoir copulateur des énergides sexuels dans toute la lignée des Diplogamétées.

Il sera intéressant d'essayer de suivre le sort de ces ramifications dans le *Dipodascus*, de voir comment s'y comportent les noyaux ; nous ne serions nullement surpris que parfois, à la suite d'une absence accidentelle de fécondation, l'asque fût incapable de former ses spores. La chose est au moins vraisemblable, et si elle était démontrée, expliquerait naturellement le retour de l'organe à la végétation et la production de rameaux.

Jusqu'ici, nous n'avons rien trouvé dans la bibliographie concernant les asques ou les sporogones qui rappelât une ramification de ces organes ; l'observation citée plus haut n'en mérite que plus notre attention.

Nous retrouverons plus loin, à propos des *Penicillium*, un exemple montrant le retour du conidiophore à la forme arrondie du sporange ; ces observations se complètent l'une l'autre.

2° Érémascées

Dans cette famille les deux rameaux copulateurs sont semblables : il y a isogamie ; nous n'avons malheu-

reusement aucun renseignement sur l'histologie de l'*Eremascus albus*, la seule espèce connue jusqu'ici (1).

Eremascus albus Eidam

Cette espèce a été rencontrée par Eidam sur de la levure de bière abandonnée à l'air et recouverte de nombreuses moisissures (2).

Le mycélium est ramifié et divisé en articles comme chez le *Dipodascus* : à la longueur des articles, on peut supposer qu'ils sont plurinucléés.

On ne connaît dans ce champignon que la reproduction sexuelle ; elle débute comme chez le *Dipodascus* par la formation sur un filament et de chaque côté de la cloison de deux rameaux parfois très longs ; ces rameaux contiennent probablement comme les articles végétatifs plusieurs noyaux ; ils sont semblables et s'enroulent l'un sur l'autre en plusieurs tours de spire ; ces organes sont des gamétanges qui se mettent en communication à leur sommet ; c'est là que se forme l'œuf ; cet œuf grossit et s'isole de chacun des deux rameaux par une cloison ; il germe immédiatement en un sporogone sphérique qui contient huit spores.

Le sporogone a tous les caractères d'un asque : sa nature n'a jamais été contestée ; sa formation est liée à un acte sexuel, dont nous ne connaissons malheureusement que la partie morphologique.

Nous avons lieu de croire, d'après ce qui existe chez le *Dipodascus*, que les deux noyaux privilégiés se rencontrent et s'unissent dans le canal de communication ; si les autres restent dans les gamétanges, l'œuf acquiert une individualité qu'il ne possède pas dans le *Dipodascus*.

(1) Une seconde espèce de l'*Eremascus fertilis* vient d'être décrite par Rose Stoppel (Flora, 1907).

(2) Eidam : *Zur Kenntniss der Entw. bei den Ascomyceten* (Beitr. z. Biologie der Pflanzen de Cohn, Dritter Band, 1883, p. 377).

Eidam a rencontré des cas de parthénogénèse ; l'asque est formé par un seul rameau ; il sera intéressant d'étudier cette exception en recherchant comment se comportent alors les noyaux.

Eidam a comparé le mode de formation de l'œuf de l'*Eremascus albus* à celui des Zygomycètes, et il considère cette espèce comme intermédiaire entre les Mucorinées et les Ascomycètes.

Nous ne partageons pas complètement cette manière de voir qui nous présenterait les Ascomycètes se rattachant aux Saprolégniacées par le *Dipodascus* et aux Mucorinées par l'*Eremascus*.

Les Ascomycètes dérivent d'un type ancestral analogue au *Myzocytium*, ce qui explique suffisamment les ressemblances avec le type des Péronosporées ; le *Dipodascus* marque une première étape ; l'*Eremascus* en représente une autre plus avancée.

Il faut se garder d'exagérer l'importance de l'isogamie et de l'hétérogamie, lorsqu'il s'agit des gamétanges ; ce caractère n'a servi à distinguer les Oomycètes des Zygomycètes que parce qu'il correspond à des différences dans le mode de formation de l'œuf, dans sa nature et dans sa germination.

Or, malgré la ressemblance que présentent entre eux dans l'*Eremascus albus* les rameaux copulateurs, le type de sexualité reste celui des Oomycètes ; l'œuf germe en un sporogone, et la manière dont il se forme offre, avec ce que nous avons vu chez le *Dipodascus*, une parenté incontestable ; alors même que les rameaux copulateurs ne renfermeraient qu'un noyau, nous pensons qu'il n'y aurait rien à changer à la question des affinités, telle que nous venons de l'exposer.

En étudiant le groupe des Gamétophorées, nous verrons les rameaux copulateurs qui sont à l'origine du périthèce et du gamétophore différer dans leur struc-

ture ; chez les Erysiphées, ils n'ont qu'un noyau, tandis que chez les Gymnoascées, ils en possèdent ordinairement plusieurs ; ces différences sont en relation étroite avec la structure même du thalle, mais il reste encore beaucoup à faire avant de pouvoir connaitre tous les détails des transformations et modifications qui se sont produites au cours de l'évolution.

GAMÉTOPHORÉES

Les Gamétophoreés comprennent la presque totalité des Ascomycètes; les gamétanges ont complètement disparu, ou sont réduits à l'état de vestiges plus ou moins faciles à reconnaître ; les gamètes sont alors portés par des gamétophores.

Dans la transformation du sporange en conidiophore, on rencontre parfois des intermédiaires ; ainsi les conidies peuvent être à la surface même du renflement sporangifère ; mais souvent il ne reste plus aucune trace du sporange, et la reproduction asexuelle s'établit par des conidiophores qui ne rappellent en rien la reproduction par sporange qu'elle remplace.

Nous sommes en présence des mêmes phénomènes lorsqu'il s'agit des gamétophores : ceux-ci sont encore en relation assez souvent avec les anciens gamétanges ; mais quelquefois ces organes ont totalement disparu ou sont devenus impossibles à reconnaître.

La structure uninucléée du thalle semble avoir contribué plus qu'aucune autre à la disparition des derniers vestiges se rapportant soit au sporange, soit au gamétange ; ainsi le conidiophore des Erysiphées n'a plus rien du sporange; il n'en reste pas moins vrai que l'ensemble des spores d'une chainette est équivalent à l'ensemble des spores d'un sporange ; la transformation n'a pas atteint au même degré la reproduction sexuelle des Erysiphées, et nous

retrouvons au début du gamétophore les deux rameaux associés qui nous rappellent les rameaux copulateurs de l'*Eremascus*, mais ils ne remplissent plus la fonction sexuelle ; la disparition des gamétanges aurait pu être aussi complète que celle des sporanges.

La disposition même des rameaux copulateurs chez les Erysiphées et la manière dont ils se comportent ne laisse aucun doute sur les relations de ces organes avec les gamétanges primitifs ; cependant, par leur structure, ils s'en éloignent beaucoup, et ceci est une conséquence du cloisonnement du thalle qui est formé d'articles uninucléés.

Chez les Erysiphées, ces rameaux formés d'articles à un seul noyau ne sont plus fonctionnels ; la question de leur assimilation à un sporange ne se pose donc point ; ils rentrent dans la catégorie des organes du même genre qui n'ont plus d'autre rôle que de fournir le gamétophore simple ou ramifié qui portera les Diplogamètes dans la section que nous désignons sous le nom de Diplogamétées.

Dans cette section, la difficulté qu'oppose à l'accomplissement des phénomènes sexuels l'immobilité des gamètes portés sur le gamétophore, a été résolue très simplement ; les gamètes seront réunis dans le même article qui devient ainsi un diplogamète : d'où formation assurée de l'œuf et magnifique évolution du groupe tout entier.

Il en est tout autrement en ce qui concerne un certain nombre d'autres Ascomycètes où les gamètes sont distincts, sans qu'on puisse savoir bien exactement si l'article qui contient l'unique gamète a encore la valeur d'un gamétange ou si tout vestige de cet organe a disparu ; il s'agit des Endomycétées et des Saccharomycétées que nous réunissons sous le nom de Choristogamétées ; ici, les gamètes étant immobiles, la copulation devient difficile ; la parthénogénèse est par suite très fréquente. Ce groupe avait ainsi son évolution limitée, et il se termine en cul-de-sac avec un nombre très restreint de genres : nous l'étudie-

rons le premier en essayant de mettre en évidence ses principaux caractères.

Choristogamétées

Les Choristogamétées peuvent être envisagés de deux manières différentes ; celle qui s'offre tout d'abord à l'esprit consiste à accorder aux articles copulateurs la valeur qu'ils ont dans le *Dipodascus* par exemple ; les espèces de ce groupe posséderaient ainsi des gamétanges ; mais, lorsqu'on examine ces prétendus gamétanges, on n'y trouve pas ces nombreux énergides sexuels représentés par autant de noyaux, structure qui est caractéristique des formations sexuelles chez les ancêtres des Ascomycètes ; chaque article ne contient qu'un noyau ; il ne renferme donc qu'un *gamète unique.* S'il s'agit réellement de gamétanges, ce sont des gamétanges à un seul gamète, de telle sorte qu'à cette limite, gamétange et gamète se confondent en un même organe.

Une transformation de ce genre s'est produite pour les sporanges, et Brefeld a insisté à plusieurs reprises sur le fait que certaines conidies ne sont que des sporanges dans lesquels la réduction du nombre des spores est allée jusqu'à l'unité.

D'autre part, il est évident que la formation des conidies aux dépens des sporanges s'est effectuée aussi d'autre façon ; les spores ont fréquemment émigré à la surface du sporange qui peu à peu s'est ramifié en *conidiophore.*

Enfin, il n'est pas impossible que dans certains cas le remplacement du sporange par un appareil conidien se soit produit brusquement sans transition aucune.

Il n'y a aucun inconvénient à désigner dans les trois cas *l'appareil portant les conidies sous le nom de conidiophore, bien que l'organe n'ait pas exactement la même valeur partout.*

Nous pensons qu'il doit en être de même pour le gamétophore dont l'origine n'est pas nécessairement la même, puisque le gamète peut *provenir d'un gamétange monospore, d'une émigration des énergides des gamétanges avec vestiges de ces derniers ou enfin probablement d'une transformation brusque.*

Il s'agit, on le voit, d'un phénomène absolument parallèle à celui qui s'est produit pour les conidies et les conidiophores ; les deux premiers cas existent d'une façon certaine ; l'existence du troisième est probable, bien qu'elle soit presque impossible à prouver.

Dans ces trois cas, l'expression de gamétophore peut être employée, bien que l'organe n'ait pas exactement la même valeur partout.

Le gamétophore des Diplogamétées appartient au second cas ; celui des Choristogamétées rentre soit dans le premier cas, soit dans le second ; en fait, l'indécision qui persiste sur ce dernier point n'a pas plus d'importance que celle qui se rapporte à l'interprétation de l'origine du conidiophore et de la conidie. Les uns pourront, non sans quelque raison, considérer les articles copulateurs des Choristogamétées comme des gamétanges monospores (1) ; les autres *considéreront qu'à cette limite le gamétange a disparu en tant qu'organe distinct pour ne laisser place qu'à un gamète.*

Mais il est un point sur lequel nous appelons l'attention ; l'habitude qui s'est maintenue assez longtemps de considérer l'asque comme un sporange ordinaire a conduit plusieurs auteurs à faire une confusion certaine. Ainsi Guillermond, étudiant les phénomènes de sexualité chez les Levures, parle toujours de *l'origine sexuelle du sporange* ; c'est là une erreur d'interprétation et de termi-

(1) Le travail sur l'*Eremascus fertilis* de Rose Stoppel confirme ces faits et montre que les *Eremascus* sont les ancêtres des Choristogamétées, comme le *Dipodascus* est la souche des Diplogamétées.

nologie sur laquelle nous aurons l'occasion de revenir. Disons cependant dès maintenant que les éléments copulateurs dans cette famille ne peuvent être envisagés que comme des gamètes ou des gamétanges monospores, et que l'asque qui se forme à la suite de cette copulation ne peut être autre chose qu'un sporogone.

En dehors du caractère fourni par les phénomènes sexuels, les espèces de ce groupe se distinguent par une tendance remarquable à la dissociation des articles du thalle ; cette tendance est portée au maximum chez les Levures ; pour avoir une idée exacte de la forme du thalle dans ces espèces et de la valeur des organes, il faut donc le plus souvent réunir par la pensée leurs divers articles dans l'ordre où ils se sont succédé. Nous remarquerons aussi la tendance du thalle à passer de la structure plurinucléée qui est celle des ancêtres à la structure uninucléée qui influe nécessairement sur les appareils de reproduction. Dans ceux-ci, nous ne rencontrons aucune trace, aucun vestige du sporange ; nous ne trouvons même pas de conidies ordinaires ; les organes de dissémination ne sont autre chose que des articles qui se segmentent en « oïdies » ; avec la structure uninucléée du thalle, ces oïdies arrivent à se confondre complètement avec les cellules ordinaires ; là où chaque article s'isole et peut servir à la dissémination, il n'est plus besoin de spores et de conidies.

Nous diviserons provisoirement les Choristogamétées en deux groupes : les Endomycétées et les Saccharomycétées.

1° Endomycétées

Schröter place dans cette famille les genres *Podocapsa*, *Eremascus*, *Endomyces* et *Oleina* (1). Le genre *Eremascus* est un prototype : la place des genres *Podocapsa* et *Oleina*

(1) Schröter : *Die Natur. Pflanzenfamilien* de *Engler und Prantl*, I Theil, 1 Abtheilung, p. 154.

restera douteuse, tant qu'on n'aura pas déterminé le mode d'origine de l'asque. Il ne reste que le genre *Endomyces*

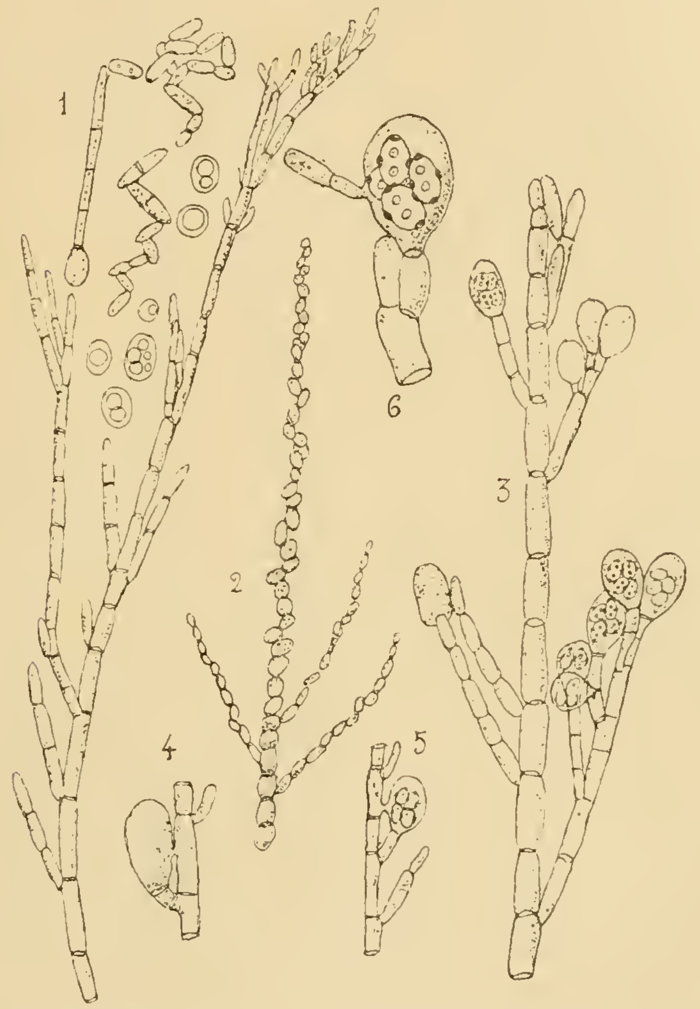


Fig. 1. — *Endomyces Magnusii* ; 1 Portion de mycélium ; 2. Articles se dissociant en oidies ; 3-5. Production des asques à l'extrémité des rameaux. D'après Brefeld.

avec quelques espèces dont les mieux connues sont l'*Endomyces Magnusii* et l'*Endomyces decipiens*.

1° *Endomyces Magnusii* Ludw.

Cette espèce a été découverte par Ludwig, qui l'a rencontrée végétant sur les sécrétions gommeuses des rameaux et de la tige des Hêtres ; elle s'y trouve en compagnie d'un Leuconostoc et d'une Levure. Le thalle ramifié produit en abondance des oïdies ; il forme également des asques qui fournissent chacun quatre spores. Ludwig a remarqué que la cellule ascifère est fréquemment en relation par une anastomose avec une cellule voisine, et il considère ce phénomène comme étant d'ordre sexuel (1).

Brefeld a repris cette étude en faisant de nombreuses cultures sur différents milieux nutritifs ; il insiste particulièrement sur la formation des oïdies ; comme Ludwig, il a rencontré des asques et vu des anastomoses (fig, 1, T); ce savant considère que ces anastomoses n'ont aucun caractère sexuel et qu'elles sont analogues à celles qui se produisent entre les sporidies des Ustilaginées (2).

L'*Endomyces Magnusii* nous a été obligeamment fourni par le professeur Went, d'Utrecht, et nous tenons à le remercier bien cordialement de son envoi.

Ce Champignon se cultive très bien sur l'agar nutritif ; au bout de quelques jours, on remarque à la surface une couche mince incolore qui dépasse la surface et est constituée par une quantité considérable d'oïdies. En même temps, on distingue à l'intérieur de l'agar des arborescences qui s'enfoncent de plus en plus en rayonnant (Pl. III, fig. 1) ; ce sont de grosses branches qui se ramifient en nombreux rameaux. On constate non sans surprise que le tronc et les branches de divers degrés de ce mycélium ont la plupart de leurs articles transformés en oïdies devenues indé-

(1) Ludwig : *Ueber Alkolgährung und Schleimfluss lebender Baume* (Bericht. des Deuts. Bot. Gesellschaft, Bd. IV, 1886).

(2) Brefeld : *loc. cit.*, Heft IX, p. 124.

pendantes ou en train de s'isoler. L'apparence de la ramification n'est conservée que grâce au milieu solide de l'agar qui maintient en place toutes les oïdies. On assiste vers les extrémités en voie de croissance à la séparation progressive des articles.

Nous avons fait l'étude histologique de ces formations : elle est relativement facile, car les noyaux se différencient très bien, après fixation à l'alcool absolu, par notre double coloration à l'hématoxyline et au picro-carmin de Weïgert.

Les articles sont de grosseur très variable, selon qu'ils appartiennent aux grosses branches du tronc ou aux dernières ramifications ; le diamètre oscille entre 5 et 20 μ ; la dimension moyenne est de 10 μ : la longueur est sujette à des variations encore plus grandes.

La séparation des articles se fait par gélification de la lamelle moyenne qui s'épaissit et montre des stries avant de se dissoudre (Pl. III, fig. 4).

Les articles jeunes renferment souvent plusieurs petites vacuoles ; plus tard, on ne trouve ordinairement qu'une vacuole centrale plus ou moins grande ; le protoplasma est clair ; il renferme de deux à huit noyaux, selon la grosseur et la longueur de l'article (Pl. III, fig. 5-6).

Ces noyaux sont sphériques ; ils ont un diamètre de 2 μ 5 à 3 μ ; leur membrane est épaisse, à double contour ; le nucléole est gros et central ; il se colore en bleu foncé ; le nucléoplasme reste incolore.

Les articles terminaux ont plusieurs noyaux, comme les articles intercalaires. La structure de l'*Endomyces Magnusii* est donc nettement plurinucléée.

Les oïdies incluses dans l'agar restent cylindriques (Pl. III, fig. 7) ; elles s'arrondissent simplement à leurs deux extrémités ; celles qui se trouvent à la surface de la culture ont une tendance à s'arrondir (Pl. III, fig. 8-9).

Il se produit une transformation des oïdies en sortes de

chlamydospores ; les petits globules oléagineux dispersés en grand nombre dans le cytoplasme se réunissent en globules plus gros, pendant que la membrane s'épaissit considérablement et montre des stries concentriques (Pl. III, fig. 8).

La facilité avec laquelle ce Champignon se développe dans les divers milieux nutritifs, la sensibilité des noyaux aux réactifs colorants nous faisaient espérer de résoudre la question de fécondation. Malgré des cultures poursuivies pendant plus de six mois et examinées fréquemment dans toutes leurs parties avec le plus grand soin, jamais nous n'avons obtenu un seul asque; pourtant, nous n'avons pas manqué d'essayer les cultures en profondeur conseillées par Brefeld.

Nous devons par suite nous borner à émettre de simples hypothèses; mais celles-ci, appuyées qu'elles sont par une étude histologique du thalle, ne sont pas dénuées de tout fondement.

En effet, lorsqu'on envisage la structure du thalle, on constate que le nombre des noyaux par article varie dans des proportions considérables ; certains articles terminaux renferment jusqu'à 50 noyaux et davantage (Pl. III, fig. 3), alors que la moyenne est d'une dizaine environ. On serait fondé à croire, d'après cela, que les cellules copulatrices renferment également de nombreux noyaux comme chez le *Dipodascus* ; on arriverait ainsi à rapprocher les deux genres.

Mais si on pousse l'observation plus loin, on reconnait bien vite de nombreuses exceptions ; sur les rameaux latéraux de faible diamètre, le nombre des noyaux par article s'abaisse jusqu'à l'unité (Pl. III, fig. 14) ; il se forme même des oïdies avec deux ou trois noyaux, quelquefois un seul.

Ces différences nous ont paru d'autant plus remarquables qu'elles sont rares ; si beaucoup d'Ascomycètes

possèdent des articles à nombreux noyaux, il en est peu qui passent ainsi progressivement à la structure uninucléée, sauf comme préparation à la production des spores.

Nous avons, dans cet *Endomyces*, les deux structures extrêmes représentées l'une par des articles à nombreux noyaux et l'autre par des cellules uninucléées et qui sont reliées entre elles par de nombreux intermédiaires. La première est primitive et la seconde dérive de la première. Cette transformation, dans une même espèce, ne saurait passer inaperçue, car si nous en trouvons la cause, nous aurons expliqué en même temps la diversité dans la structure du thalle des mycètes.

Or il semble bien que la chose soit due à l'abondance des matériaux carbonés qui permettent l'accumulation de la cellulose nécessaire aux cloisons ; l'*Endomyces* vit au milieu de la gelée du *Leuconostoc*, dans l'agar-agar ou la gélatine des cultures ; les corpuscules de fibrosine dont nous allons signaler l'existence plus loin ne sont probablement que des dépôts transitoires de cette substance.

En disant que la tendance à la structure uninucléée du thalle, en partant des Siphomycètes, est en relation avec une nutrition carbonée de plus en plus riche, nous pensons qu'on est bien près de la vérité ; il faut tenir évidemment compte ensuite des structures acquises ; le cas des *Saccharomyces* qui se développent en milieu sucré et ont des cellules à un seul noyau viendrait corroborer cette opinion.

En résumé, nous avons dans l'*Endomyces Magnusii* un exemple de ce qui s'est produit phylogénétiquement à partir des Siphomycètes jusqu'aux Champignons supérieurs.

Mais il y a autre chose ; la structure du thalle n'a pas été sans influence sur la fructification. Nous voyons, d'après les figures de Ludwig et de Brefeld, que les asques

sont placés à l'extrémité de jeunes rameaux ; or, si nous comparons ces rameaux à celui de notre fig. 14, Pl. III, on sera tenté de considérer comme plausible l'hypothèse de cellules copulatrices à un seul noyau.

Nous nous rapprochons tout à fait du cas des *Zygosaccharomyces*, et la fécondation aurait lieu de la même façon dans les deux cas ; la fréquence de la parthénogénèse serait commune aux deux groupes.

Que si on nous demande pourquoi ces cellules copulatrices sont des gamètes et non des gamétanges, nous répondrons ceci ; les oïdies à nombreux noyaux correspondent aux sporanges et en tiennent souvent la place ; lorsqu'elles deviennent uninucléées, elles arrivent à se confondre avec la *conidie* ou spore asexuelle ; il en est de même des gamétanges monospores qui deviennent de simples gamètes ou ne s'en distinguent plus ordinairement.

Nous pensons donc que chez l'*Endomyces* les gamètes copulent comme chez les *Saccharomycetæ*, avec cette différence que les gamètes dans ces derniers appartiennent à un thalle se dissociant à un degré plus complet que chez l'*Endomyces* ; les *Endomyces* auraient précédé dans l'évolution les Levures.

Il nous reste à signaler l'existence dans les cellules d'*Endomyces* d'éléments figurés que l'on n'y connaissait pas encore.

Nous avons rencontré, en effet, à l'intérieur des oïdies, chez l'*Endomyces*, des corpuscules qui se présentent sous la forme d'un anneau réfringent ; ils sont à peu près de la grosseur des noyaux ; leur diamètre est d'ailleurs variable, ainsi que l'épaisseur de l'anneau : leur aspect rappelle un peu celui qu'offrent parfois les grains de paramylon chez les Eugléniens. On trouve un ou deux de ces corpuscules par article, quelquefois davantage, mais ils sont d'autant plus petits qu'ils sont plus nombreux ; leur position n'a rien de fixe (Pl. III, fig. 7).

Ces formations sont à rapprocher de celles qui sont désignées sous le nom de « cellulinkorper » et de « fibrosinkorper » ; les premières se rencontrent, comme on le sait, dans le *Leptomitus lacteus* ; les secondes ont été décrites par Zofp chez les Erysiphées.

Les corpuscules des *Endomyces* ressemblent beaucoup à ceux des Erysiphées; leur aspect est le même, et bien que nous n'ayons pas fait une étude particulière de ces éléments, nous pouvons dire qu'ils ont une constitution qui rappelle celle de la membrane ; c'est une variété de cellulose très probablement.

Il paraît certain qu'il s'agit là d'une substance de réserve, car on ne trouve ces corpuscules que pendant la période de croissance ; d'un autre côté, nous n'en avons pas remarqué dans les cellules âgées ; on est conduit à envisager ces éléments comme destinés à fournir la cellulose nécessaire aux nombreuses cloisons exigées par le fractionnement des articles en oïdies.

Nous signalerons encore l'absence possible, quoique rare, de tout élément nucléaire dans un article ; ainsi nous avons vu deux fois une extrémité de rameau qui présentait à son extrémité une cellule sans noyau. Si le fait était plus fréquent, on pourrait peut-être songer à étudier dans cette espèce le rôle du protoplasma en dehors de l'action directe des noyaux (Pl. III, fig. 11, 12).

2° *Endomyces decipiens* Tulasne (Rees).

Ce Champignon a d'abord été considéré par de Bary, qui l'a étudié le premier, comme constituant un second mode de reproduction de l'*Agaricus melleus* (1) ; sa fructification en asques placée à côté des basides de l'*Agaricus melleus* avait pu faire croire un instant à d'étroites relations entre Basidiomycètes et Ascomycètes ; si les asques

(1) De Bary : *Die Fructification des Agaricus melleus* (Bot. Zeit., 1859, p. 401-404).

et les basides avaient appartenu ainsi à une même espèce, les Basidiomycètes n'auraient été autre chose que la forme conidienne des Ascomycètes.

Tulasne, ayant reconnu la nature parasitaire de ces formations, en fit l'*Hypomyces decipiens* (1) ; c'est Rees qui lui donna le nom d'*Endomyces*, sous lequel il est désigné actuellement (2).

Brefeld a fait une étude très complète de ce parasite, soit en l'étudiant *in situ*, à l'intérieur des lamelles de l'*Agaricus melleus*, soit au moyen de nombreuses cultures (3).

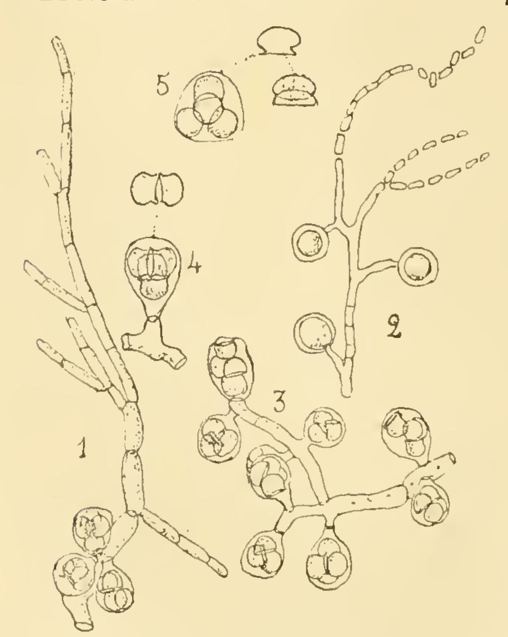


Fig. 2. — *Endomyces decipiens*, Formation des oïdies et des asques.

La fructification en asques n'a été rencontrée que sur les lamelles de l'Agaric ; ce sont de courts rameaux qui se transforment en asques ; chacun de ces asques a environ 17 μ de longueur sur 12 à 13 μ de largeur ; il fournit quatre spores en forme de chapeau qui ont 6 à 8 μ de large sur 5 μ de hauteur. Il n'existe jamais de rameau copulateur au contact de l'asque comme dans l'*Endomyces Magnusii* (fig. 2, T).

Brefeld, dans ses cultures sur milieux nutritifs, a obtenu

(1) Tulasne : *Selecta Fungorum Carpologia*, III, p. 61.
(2) Rees : *Bot. Unters. uber die Alkoholgahr.*, Leipzig, 1870.
(3) Brefeld : *loc. cit.*, IX Heft, p. 134.

des oïdies et des chlamydospores, et il a insisté sur la transformation dans les vieilles cultures de ces oïdies en véritables chlamydospores semblables aux premières.

Nous avons examiné un grand nombre d'échantillons de l'Agaric de miel sans réussir à observer les asques du parasite, mais des fragments de lamelle semés sur agar-agar nutritif nous ont fourni un Champignon qui a tous les caractères décrits par Brefeld dans ses cultures.

C'est ainsi que sur le mycélium de ce parasite, nous avons revu ces rameaux courts qui se renflent en ampoules et qui au lieu de donner des asques se transforment en chlamydospores ; puis nous avons assisté à la fragmentation des rameaux en oïdies, et enfin, dans les cultures anciennes devenues jaunâtres, nous avons retrouvé tous les articles du thalle transformés plus ou moins en chlamydospores.

L'intérêt de nos propres observations ne porte que sur la structure même du thalle, puisque pour le reste nous n'avons fait que confirmer les résultats obtenus par Brefeld.

Le thalle, contrairement à ce qu'on aurait pu croire d'après ce que nous savons de l'*Endomyces Magnusii*, est formé d'articles à un seul noyau (Pl. IV, fig. 1, 2) ; les filaments sont au début cylindriques ; les articles sont assez longs ; le noyau occupe ordinairement une position centrale ; les ramifications se font au contact des cloisons ; certaines de ces ramifications restent courtes, se renflent et deviennent directement des chlamydospores sphériques à membrane épaisse, à teinte jaunâtre ; elles renferment des globules d'huile qui se fusionnent plus tard en une grosse sphère oléagineuse ; ces chlamydospores, comme les articles du thalle, ne possèdent qu'un noyau (Pl. IV, fig. 2).

Les oïdies qui proviennent d'une fragmentation du thalle (Pl. IV, fig. 3) ne possèdent également qu'un noyau ; il en est de même des articles de forme et de grosseur variable, plus ou moins transformés en chlamydospores

que l'on retrouve dans les cultures âgées ; les filaments sont enchevêtrés en quantités considérables, et l'ensemble donne l'impression d'une masse de spores ; mais avec un peu d'attention, on reconnaît bien vite les filaments constituants (Pl. IV, fig. 4-8).

Bien que nous n'ayons pas étudié les asques, cette simple indication de la structure du thalle, des oïdies et des chlamydospores, permet de formuler quelques conclusions qui ne sont pas dépourvues d'intérêt, en admettant — ce qui est extrêmement probable — que notre espèce est bien celle qui a été étudiée par Tulasne et Brefeld.

Ainsi, dans l'*Endomyces Magnusii*, nous avons bien noté la tendance du thalle à passer de la structure plurinucléée encore voisine de celle des Phycomycètes à la structure uninucléée ; dans l'*Endomyces decipiens*, cette dernière est complètement réalisée.

Aussi nous paraît-il impossible de conserver les deux espèces dans un même genre ; lorsqu'on compare le thalle de l'*Endomyces Magnusii* à celui de l'*Endomyces decipiens*, on a l'impression nette qu'il s'agit de genres différents ; d'ailleurs, l'étude des asques ne fait que confirmer cette opinion ; dans la première espèce, la copulation des gamétes se fait encore au moins partiellement ; elle manque dans la seconde complètement.

Nous pouvons presque à coup sûr prévoir que l'asque de l'*Endomyces decipiens* ne renferme qu'un noyau, comme les cellules diverses du thalle, comme les oïdies, comme les chlamydospores ; nous nous trouvons alors en face d'un cas de parthénogénèse analogue à celui qui existe chez les *Saccharomyces*.

Si nos vues sont exactes, ce rameau des Gamétophorées possède à sa base les espèces qui possèdent encore des articles à nombreux noyaux et se rattachent aux Gamétangiées ; ces espèces ont une tendance au cloisonnement de plus en plus complet qui se trouve finalement réalisé

avec l'*Endomyces decipiens* ; nous touchons alors comme reproduction et comme structure aux *Saccharomycetæ.*

Brefeld, qui n'avait pas les ressources de l'histologie à sa disposition, insiste sur les ressemblances qui existent entre les oïdies de l'*Endomyces decipiens*, celles de l'*Oidium lactis* et les oïdies des Basidiomycètes, principalement celles des *Collybia.*

L'Oidium lactis possède des articles à nombreux noyaux ; ses oïdies renferment également plusieurs noyaux ; la ressemblance avec celles de l'*Endomyces decipiens* est donc purement morphologique ; la comparaison serait plus exacte avec les oïdies de l'*Endomyces Magnusii.* Par contre, Brefeld est peut-être bien inspiré en signalant les ressemblances entre les formes végétatives et oïdiales de l'*Endomyces decipiens* et celles de certains Basidiomycètes comme les *Collybia.*

La structure primitive du thalle chez les Basidiomycètes s'est faite avec des articles à un seul noyau ; il s'est produit pour eux ce que nous venons de constater dans le rameau des Gamétophorées.

Il reste à savoir où et comment ce changement s'est produit.

Or un certain nombre de raisons tendraient à faire croire que cette origine des Basidiomycètes pourrait être cherchée au voisinage des espèces qui nous occupent. Citons-en quelques-unes.

1° Il y a tout d'abord la structure uninucléée du thalle qui permet de penser que l'ancêtre des Basidiomycètes possédait des cellules à un seul noyau.

2° L'œuf, dans le groupe qui nous occupe ici, fournit en général quatre embryons ; ce nombre est aussi le plus fréquent chez les Basidiomycètes.

3° La tendance au bourgeonnement, si manifeste à la fois chez les Saccharomycétées et les Ustilaginées, expliquerait peut-être le fait que l'œuf des Basidiomycètes a

cessé de former un asque et a bourgeonné ses spores à l'extérieur.

4° Il se serait produit pour les Basidiomycètes une adaptation parallèle à celle que nous constatons chez les Ascomycètes ; un retard dans la copulation des gamètes amenant l'existence d'un gamétophore analogue à celui des Ascomycètes.

Nous avons en ce moment à l'étude un certain nombre d'espèces qui ont été rangées autrefois par Tulasne sous le nom d'*Hypomyces*. A côté d'espèces où la structure des articles du thalle, celle des conidies et des chlamydospores est plurinucléée, il en existe d'autres chez lesquelles la cellule végétative et les spores ne possèdent jamais qu'un seul noyau. Au premier type appartient l'*Hypomyces rosellus*, etc. ; au second, l'*Hypomyces ochraceus*, etc. Nous avons représenté (Pl. V, fig. 1-4) la formation des chlamydospores attribuées par Tulasne à l'*Hypomyces ochraceus*; comme structure et comme aspect, elles diffèrent assez peu des oïdies et des chlamydospores de l'*Endomyces decipiens* ; la fructification en asques, au contraire, en admettant qu'elle ait été décrite correctement, tendrait à éloigner beaucoup les deux espèces. Il est nécessaire qu'une revision sérieuse, appuyée par des cultures, vienne mettre un peu d'ordre dans ce groupe des *Hypomyces* ; l'attention devra surtout se porter du côté des espèces à cellules uninucléées et dans celles-ci de préférence à celles qui montreraient des asques isolés comme les *Endomyces* et les Levures.

En résumé, dans le genre *Hypomyces* tel qu'il était compris autrefois par Tulasne, il existe des espèces à structure très différente ; d'un autre côté, certaines d'entre elles, comme les *Endomyces*, ont leurs asques isolés et sont des Choristogamétées, alors que les autres possèdent des périthèces et appartiennent aux Diplogamétées ; il en est ainsi pour l'*Hypomyces rosellus*, qui nous a donné

en cultures pures des débuts de périthèces ou de sclérotes analogues à ceux qui ont été dessinés par Tulasne.

Le deuxième groupe compris dans les Choristogamétées est celui des Saccharomycétées, sur lequel nous nous bornerons à jeter un simple coup d'œil, en vue de préciser certains détails et de rectifier quelques interprétations qui nous paraissent inexactes.

2° SACCHAROMYCÉTÉES

On a été fort embarrassé jusqu'ici pour trouver une place à cette famille dans le groupe des Ascomycètes : De Bary les décrivait comme Ascomycètes douteux dans un chapitre où fraternisaient les genres les plus disparates appartenant aux Laboulbéniées, aux Exoascées, aux Levures (1). Zopf les considère comme des Ascomycètes véritables ; toutefois, en l'absence de renseignements sur l'origine de l'asque, il n'a pu éviter certains rapprochements qui n'ont plus leur raison d'être, avec les Gymnoascées. L'asque des Ascomycètes a pour Zopf la signification d'un sporange, et cette idée est aussi celle de Schröter, qui réunit sous le nom de *Protoascineæ* les *Saccharomycetaceæ* et les *Endomycetaceæ* ; d'après lui, le sporange des Protoascinées ne diffère du sporange des Phycomycètes et des *Hemiasci* que par le nombre des spores qui, à part quelques exceptions, est fixe et se trouve ordinairement être une puissance de 2 (2, 4, 8, 16, 32) (3).

Or, dans notre interprétation, les Saccharomycètes ne font pas exception à la règle ; comme chez tous les Ascomycètes, le sporange manque. La reproduction asexuelle devrait être représentée par un conidiophore, des conidies ou des oïdies ; en réalité, il n'existe plus que des cellules

(1) De Bary : *Morph. und Biol. der Pilze*, Leipzig, 1884, p. 288

(2) Zopf : *Die Pilze* (Handb. der Botanik, de Schenk, p. 681).

(3) Schröter : *Die natürlichen Pflanzenf.*, de *Engler et Prantl*, I Theil, I Abth., p. 153.

qui bourgeonnent d'autres cellules. La chose n'a pas lieu de nous surprendre d'après ce que nous avons vu chez les *Endomyces* ; par suite de la tendance du thalle à se dissocier, il devient de plus en plus difficile de distinguer la partie fructifère de la partie végétative ; *les articles ordinaires arrivent à se confondre avec les oïdies.* Avec un thalle à cellules uninucléées, dans lequel la tendance à la dissociation est poussée à sa dernière limite, la distinction n'existe plus ; toutes les cellules peuvent jouer le rôle d'élément disséminateur.

Le gamétange a aussi disparu, ne laissant place qu'à des gamètes.

La reproduction sexuelle des Saccharomycétées ne diffère en rien de celle que nous connaissons dans les *Endomycétées* ; ce sont deux articles qui copulent, deux gamètes qui s'unissent pour former l'œuf. *Le phénomène se produit au même stade du développement*, et la seule remarque que nous ayons à faire est celle-ci : chez les Endomycétées, la dissociation du thalle ne s'étend pas jusqu'aux gamètes, alors que chez les *Saccharomycétées*, cette dissociation arrive fréquemment jusqu'à isoler les gamètes eux-mêmes.

Dans les deux familles, l'œuf germe en un sporogone qui contient ordinairement quatre ou huit spores.

La tendance à la parthénogénèse est manifeste ; l'*Endomyces decipiens* ne possède que des gamètes femelles ; chacun d'eux germe cependant en un sporogone. Chez les Levures, les deux gamètes sont semblables ; tous deux sont également capables de se développer sans fécondation.

La parthénogénèse qui finit par devenir la règle chez beaucoup d'espèces de Choristogamétées doit avoir deux causes principales ; l'une est due à ce que les gamètes sont immobiles et isolés ; la seconde devra être cherchée sans doute dans le fait que la plupart des espèces vivent

à *l'intérieur* d'un milieu nutritif, circonstance éminemment favorable à la parthénogénèse.

Dans les Saccharomycétées, les divers articles du thalle ne possèdent qu'un noyau. La structure de ce noyau a donné lieu à de nombreuses controverses qu'il nous parait inutile de rappeler. Voici comment Guillermond s'exprime à ce sujet : « Nous avions décrit chez les Levures deux types de structure : 1° nucléohyaloplasme limité par une membrane, nucléole et filets ou granules de chromatine (*S. cerevisiæ*, par exemple) ; 2° nucléohyaloplasme limité par une membrane et une unique granule chromatique ressemblant à un nucléole ; ignorant si ce corps était un nucléole ou s'il représentait, au contraire, la chromatine condensée en un seul granule, nous lui avions donné le nom de chromoblaste. Aujourd'hui, nous croyons pouvoir considérer ce chromoblaste comme un véritable nucléole... On est autorisé à croire que, dans les Levures où le noyau ne laisse apercevoir qu'un nucléole, la chromatine existe cependant, mais n'est pas visible par suite de sa pauvreté et de la petite dimension du noyau (1). »

Cette conclusion est, à dix ans de distance, celle que nous avions formulée nous-même à propos de la structure du *Saccharomyces cerevisiæ* :

« La cellule de Levure montre, sous la membrane, une couche épaisse d'un protoplasme dense, homogène, se colorant assez fortement sous l'influence du réactif ; ce protoplasme entoure une grande vacuole interne ; le noyau se trouve logé dans l'épaisseur de cette couche protoplasmique et, à l'état de repos, il est sphérique, limité par une membrane nucléaire très nette ; au centre, se trouve un gros nucléole également sphérique, très coloré ; la couche de hyaloplasme qui se trouve entre le

(1) Guillermond : *Sur le noyau de la Levure* (Annales mycologici, vol. II, n° 2, 1904).

nucléole et la membrane reste incolore ; elle se charge assez souvent d'un ou plusieurs arcs de chromatine au contact immédiat de la membrane nucléaire (1). »

Nous indiquions en même temps comment le noyau se divisant, l'une des moitiés passait dans le jeune bourgeon. A l'heure actuelle, il reste encore quelque indécision sur la manière exacte dont s'effectue cette division ; il est extrêmement probable, d'après ce que nous savons des autres Ascomycètes, qu'elle a lieu par téléomitose.

On peut distinguer parmi le groupe des Levures, les Schizosaccharomycètes dans lesquelles les cellules se multiplient par formation de cloisons médianes, et les *Saccharomyces* qui se multiplient par bourgeonnement. Nous allons passer rapidement en revue quelques espèces types.

1° *Schizosaccharomyces octosporus* Beyerinck.

Cette espèce remarquable a été découverte par Beyerinck ; elle est capable de faire fermenter certains hydrates de carbone et en cela ressemble aux Levures ordinaires, mais elle se distingue de ces dernières par son mode de multiplication par cloisonnement et non par bourgeonnement ; ces cellules deviennent indépendantes et se séparent par destruction graduelle de la paroi mitoyenne. Chaque asque forme huit spores.

Beyerinck écrivait au sujet de cette espèce : « Nirgendwo ist es klarer als die Ascus und die Ascosporen öhne einen Sexualakt entstehen (2). »

Or, c'est en cette même année 1894 que nous annoncions à l'Académie des sciences la découverte d'une sexualité chez les Ascomycètes ; nous disions, à propos des Levures et de leurs asques : « Il sera excessivement

(1) P.-A. Dangeard : *Sur la structure histologique des Levures et leur développement* (Comptes rendus Acad. Sciences, 3 juillet 1893).
(2) Beyerinck : *Sch. Octosporus* (Centr. f. Bakt., vol. XVI, 1894).

curieux de voir si, au moment de cette formation, la cellule destinée à devenir l'asque renferme deux noyaux opérant leur fusion. On *peut cependant prévoir ce résultat* d'après l'étude complète que nous avons pu faire de la cloque du pêcher (1).

Dès l'année 1895, Schionning montre que l'asque dans cette espèce est formé par la fusion de deux cellules sœurs (2), et en 1900, Hofmeister constate que cette fusion est accompagnée par l'union de deux masses chromatiques qui représentent les noyaux (3). Enfin, les belles recherches de Guillermond mettent hors de doute l'existence de cette fusion nucléaire et nous font mieux connaître les détails de la copulation des cellules (4).

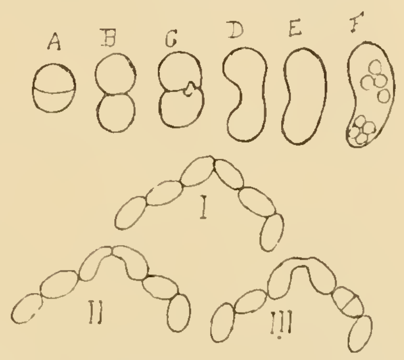


Fig. 3. — *Schizosaccharomyces octoporus.* Stades successifs de la formation de l'asque entre deux cellules sœurs ; I-III. Stades de conjugaison suivis en cellule Van Tieghem. D'après Guillermond.

Cette copulation peut avoir lieu entre deux cellules sœurs (fig. 3, T) ; mais elle se produit aussi entre cellules quelconques, et alors le canal de communication est parfois assez long.

Les deux noyaux se fusionnent ordinairement dans le canal de communication ; le noyau double subit ensuite trois bipartitions successives, et il y a formation de huit spores dans l'asque : ce nombre est parfois réduit à quatre (fig. 4, T).

(1) P.-A. Dangeard : *La reproduction sexuelle des Ascomycètes* (Le Botaniste, 4e Série, 25 juillet 1894).

(2) Schionning : *Nouvelle et singulière formation d'ascus dans une Levure* (C. R. des trav. du lab. de Carlsberg, 4e vol., 1re livr. 1895).

(3) Hofmeister : *Zum Nachweise des Zellkernes bei Saccharomyces* (Sitz. d. naturw. 1900).

(4) Guillermond : *Recherches cytologiques sur les Levures* (Revue générale de Botanique, t. XV, 1903).

On observe dans cette espèce un phénomène très curieux ; dans les cultures sur tranche de carotte qui est un milieu défavorable au développement, les spores de l'asque peuvent copuler avec d'autres spores pour donner directement une nouvelle génération d'asques, sans *qu'il y ait de période végétative intercalée* (1).

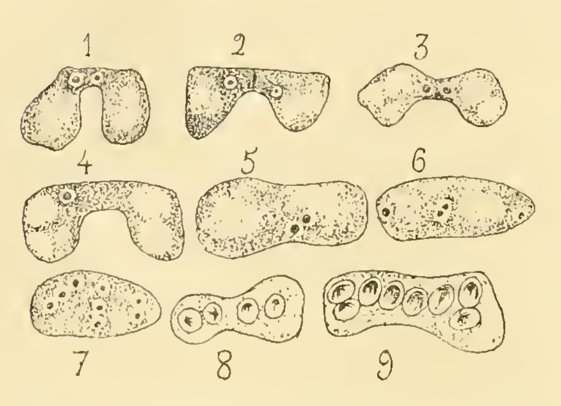


Fig. 4. — *Schizosaccharomyces octosporus*. Conjugaison des gamètes ; fusion nucléaire et formation des spores dans l'asque. D'après Guillermond.

Nous aurons à revenir sur l'interprétation de ces phénomènes qui se rencontrent également dans plusieurs autres espèces, et en particulier dans le *Saccharomyces Ludwigii*.

Le *Schizosaccharomyces Pombe* et le *Schizosaccharomyces Mellacei* forment leurs asques comme l'espèce précédente ; mais l'apogamie, qui est assez rare dans le *S. octosporus*, est fréquente dans le *S. Mellacei*, qui possède une variété complètement apogame.

2° *Zygosaccharomyces Barkeri*.

Barker a découvert cette Levure à la surface de morceaux de gingembre, et il l'a cultivée après l'avoir isolée avec soin. Elle se développe par bourgeonnement comme les *Saccharomyces* (fig. 5, T) ; elle fait fermenter plus ou

(1) Hansen : *La spore devenue sporange* (C. R. du labor. de Carlsberg, 1902). — Guillermond : *Recherches sur la germination des spores et la conjugaison chez les Levures* (Revue générale de Botanique, t. XVII, 1905).

moins vigoureusement la dextrose, la lévulose, la saccharose, etc. (1)

La formation des asques a été observée en plaçant dans des gouttes d'eau distillée, des cellules ordinaires en grand nombre ; ces gouttes étaient aussi petites que possible et maintenues à la température de 25° environ.

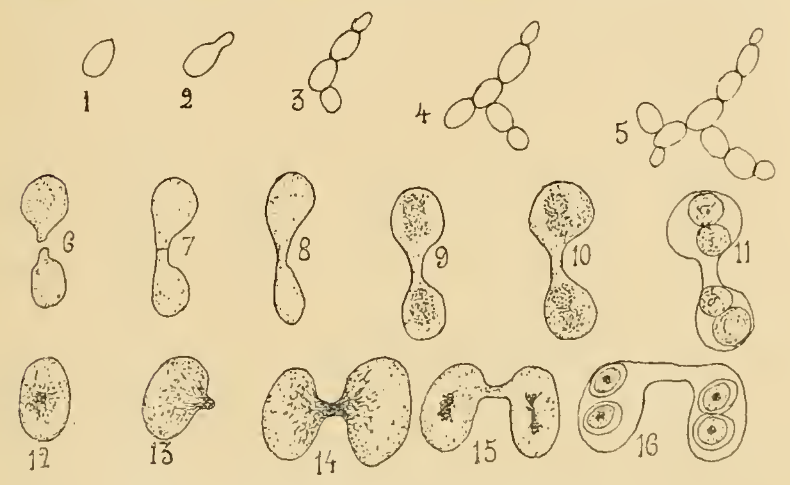


Fig. 5. — *Zygosaccharomyces Barkeri.* Bourgeonnement, conjugaison des gamètes et formation des spores dans l'asque. D'après Barker.

Le contenu de ces cellules devient vacuolaire, puis granuleux ; elles forment une petite protubérance qui va s'unir à une protubérance semblable d'une cellule voisine ; un canal de communication s'établit par ce moyen, et les cytoplasmes se mettent en contact.

Une fusion nucléaire intervient (2) ; elle se produit ordinairement dans le canal de communication. (fig. 5, T).

Le protoplasme se fragmente ensuite en quatre spores qui restent par deux dans chaque cellule ; on remarque d'ailleurs quelques variations dans le nombre et la dispo-

(1) Barker : *Conjugating Yeast* (Philos. Trans. of the Royal Society, London. vol. CXCIV, p. 467-485).

(2) Barker : *On Spore formation among the Saccharomycetes* (Journal of the Federated Institutes of Brewing, vol. VIII, n° 1, 1902).

sition de ces spores qui possèdent chacune un noyau provenant de la bipartition du noyau sexuel.

Dans certaines conditions de culture, les cellules prennent une forme très irrégulière et développent à leur surface de courts filaments ; il semble que ces petits ramucusles correspondent aux protubérances qui assurent la communication des deux cellules sexuelles; si, faute

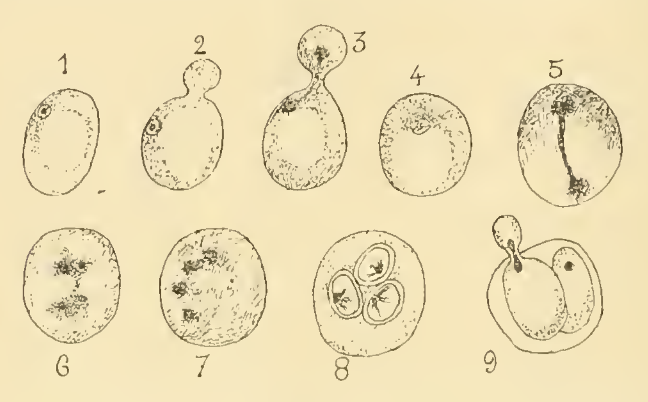


Fig. 6. — *Saccharomyces cerevisiae.* Structure de la cellule et bourgeonnement ; 4-8. Formation des spores dans l'asque ; 9. Germination des spores. Les fig. 4-9 d'après Guillermond.

de se rencontrer, ils ne peuvent accomplir leur fonction, ils s'allongent et d'autres se développent à leur tour.

Barker considère l'union des cellules sporifères comme un véritable acte sexuel : 1° parce qu'elle est accompagnée d'une fusion de noyaux ; 2° parce que le noyau de copulation joue le rôle principal dans la formation des spores ; 3° parce que le noyau des spores contient vraisemblablement une partie de la substance nucléaire de chacune des deux cellules qui ont pris part à la conjugaison. Ce serait un cas excessivement simple d'isogamie ressemblant à celui des *Spirogyra* et des *Mucor*.

3° *Saccharomyces cerevisiæ* Hansen.

Cette espèce est le type des Levures ordinaires qui se multiplient par bourgeonnement (fig. 6, T).

Une controverse s'est élevée à propos de l'origine de l'asque dans le genre *Saccharomyces* ; ici, l'asque prend naissance non plus comme précédemment avec le concours de deux cellules, mais aux dépens d'une seule.

Janssens et Leblanc ont cru voir que, dans cette cellule, deux noyaux se fusionneraient en un noyau de copulation qui fournirait ensuite par deux bipartitions les quatre noyaux utilisés par les spores ; il n'y aurait qu'une différence insignifiante avec l'isogamie des Schizosaccharomycètes, due à l'absence entre les deux cellules sœurs ou les deux énergides d'une cloison transitoire (1).

Wager a combattu cette conclusion, mais sa conception inexacte de la structure du noyau des Levures enlève à ses résultats beaucoup de leur valeur (2). L'opposition de Guillermond est plus significative ; celui-ci a fait de nombreuses expériences, et dans aucun cas il n'a pu constater aucune trace de copulation nucléaire. L'asque des *Saccharomyces* se formerait donc par apogamie (3).

Il y a lieu d'attendre avant de se prononcer définitivement ; mais nous ne serions nullement surpris que la parthénogénèse soit devenue générale chez les *Saccharomyces* ; nous devons cependant signaler le fait que Janssens a maintenu sa première interprétation (4).

4° *Saccharomyces Ludwigii* Hansen.

Cette espèce se distingue de toutes les autres Levures en ce que ses cellules se divisent par un procédé intermédiaire entre le cloisonnement et le bourgeonnement ;

(1) Janssens and Leblanc : *Recherches cytologiques sur la cellule de Luevre* (La Cellule, t. XIV).

(2) Wager : *The nucleus of the Yeast. Plant.* (Ann. of Botany, vol. XII, 1898).

(3) Guillermond : *Recherches cytologiques*, etc., *loc. cit.*

(4) Janssens : *A propos du noyau de la Levure* (La Cellule, t. XX, p. 337).

d'autre part, les bourgeons n'apparaissent guère qu'aux deux extrémités de la cellule. Elle a été découverte par Ludwig sur la gomme des Chênes.

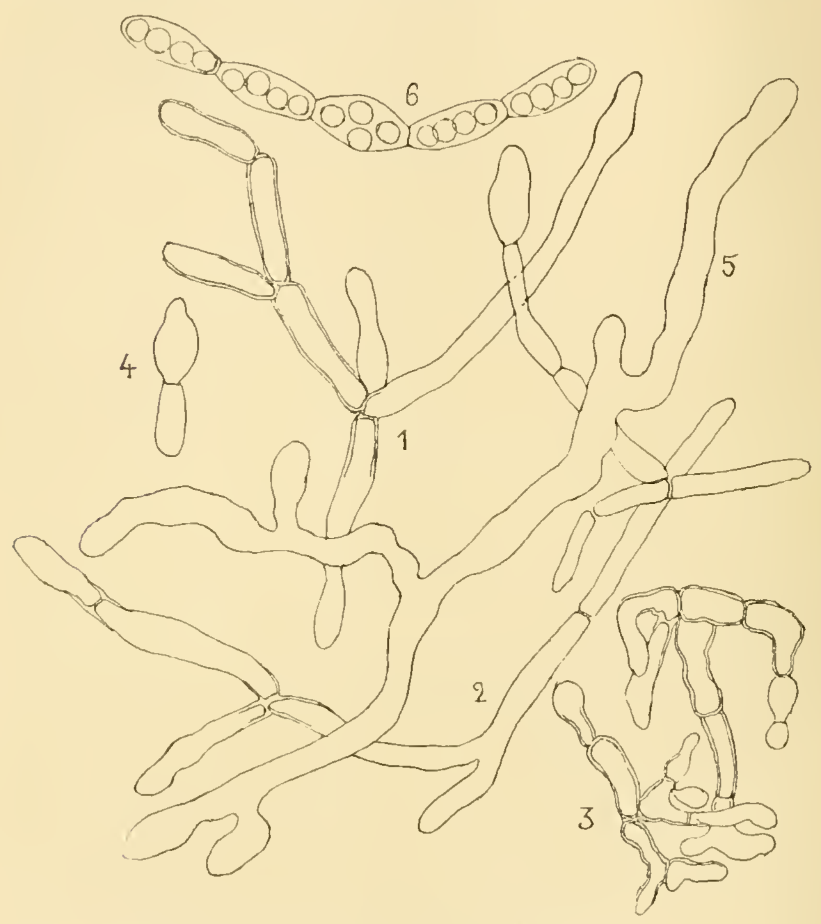


Fig. 7. — *Saccharomyces Ludwigii.* D'après Hansen.

Hansen, qui a beaucoup étudié cette espèce, avait remarqué une fusion des spores de l'asque ; depuis Klocker (1), a signalé des phénomènes du même genre dans

(1) Klocker : *Une espèce nouvelle de Saccharomyces* (C. R. du Lab. de Carlsberg, 6e vol., 2e livr. 1903).

le *Saccharomyces Saturnus*. Wortmann a fait une observation analogue dans la Levure de Johannisberg II (1).

Guillermond a étudié ces divers cas de fusion des

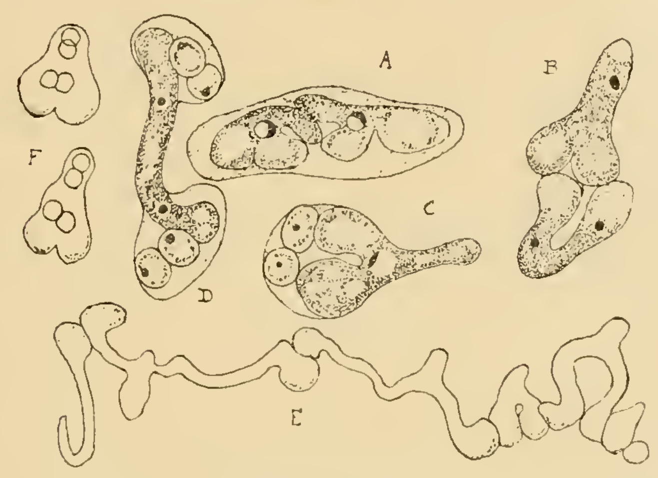


Fig. 8. — *Saccharomyces Ludwigii*. Conjugaisons entre les spores de l'asque. D'après Guillermond.

spores ; il a vu qu'une fusion nucléaire accompagnait la fusion chez toutes ces espèces

Dans le *Saccharomyces Ludwigii*, la fusion des spores et la fusion nucléaire s'effectuent dans l'intérieur de l'asque presque constamment (fig. 8, T) ; ajoutons qu'un certain nombre de spores germent isolément, sans copulation (2).

Nous intercalerons ici quelques indications sur un parasite des Anguillules que nous avons rencontré, il y a plusieurs années déjà ; nous lui donnerons provisoirement le nom de *Saccharomyces Anguillulæ*.

5° *Saccharomyces Anguillulæ* sp. nov.

Ce parasite est formé par des filaments caténiformes qui envahissent complètement le corps des Anguillules

(1) Wortmann : *Landir. Jalvib.* 1892.

(2) Guillermond : *Recherches sur la germination des spores et la conjugaison, loc. cil.*

en débutant par la cavité générale (Pl. V, fig. 5, 6). Les articles sont à contour ovale ou elliptique; leur longueur est sensiblement la même pour tous; ces articles sont réunis en filaments ou dissociés comme des Levures (Pl. V, fig. 7-10). Chaque article ne possède ordinairement qu'un noyau ordinaire nucléolé; nous en avons trouvé cependant parfois qui possédaient deux noyaux; ces cellules avaient une grande vacuole entourée par le protoplasma.

Nous ne savons pas autre chose de cette espèce pour le moment; la forme de ses filaments et la structure des cellules la rapprochent à la fois des *Endomyces* et des Levures.

On connaît un certain nombre de Levures parasites provoquant des tumeurs ou des maladies de la peau (1). Nous voici en présence d'une forme voisine qui provoque chez les Anguillules une épidémie très meurtrière; elle se rencontrait seule ou en compagnie du *Myzocytium*.

Dans des cultures en chambre humide, j'ai trouvé beaucoup de cellules qui avaient bourgeonné à une ou à deux de leurs extrémités de petites sphères réfringentes. Appartiennent-elles à cette espèce? Je ne saurais l'affirmer, pas plus que je ne puis y rattacher d'une façon certaine quelques autres aspects aberrants.

Cette espèce ne comptera vraiment dans la classification que le jour où on découvrira son mode de reproduction sexuelle ou ses asques.

La difficulté que l'on éprouve à classer le groupe des Levures parmi les autres Ascomycètes et à interpréter leur mode de reproduction, tient d'une part à la structure dissociée du thalle et d'autre part à la diversité que présentent les phénomènes sexuels.

(1) Consulter, en particulier, le *Précis de Diagnostic* de Jules Guiart et de L. Grimbert, 1906.

Ces différences ne sont pas sans fournir un argument sérieux à ceux qui, comme Vuillemin (1), sont tentés de considérer la fusion des spores de l'asque comme une simple anastomose analogue à celles que l'on rencontre si fréquemment entre articles du thalle chez les Champignons ; nous ne devons pas oublier également que quelques auteurs, comme Viala et Pacottel, contestent à nouveau l'autonomie des Levures en tant qu'espèces et cherchent à les faire rentrer dans le cycle des Ascomycètes possédant des périthèces (2). Viala et Pacottet ont signalé dans le développement du *Gloeosporium nervisequum* la production, à un moment donné, de formes levures qui ont fourni des asques comme les *Saccharomyces*. Si les cultures de ce Champignon ont été réellement pures, — si les asques appartiennent au *Gloeosporium*, l'observation est du plus haut intérêt ; elle est de nature à modifier l'interprétation du cycle du développement de certains Ascomycètes et des Levures en particulier. Mais pour qui connait la facilité avec laquelle une Levure peut contaminer une culture, un résultat de ce genre exige avant d'être admis que les observations de vérification et de contrôle soient nombreuses et variées.

En ce moment, les raisons qui militent en faveur de l'autonomie des Levures l'emportent, et sur ce point nous sommes entièrement d'accord avec Guillermond ; mais nous nous séparons de lui quand il s'agit d'interpréter le cycle du développement, l'équivalence et la valeur des organes.

Nous nous sommes déjà expliqué sur la manière dont il faut comprendre le thalle dissocié des Levures ; on sait d'ailleurs que, dans certaines conditions, les articles ne s'isolent pas immédiatement et qu'il existe un véritable

(1) Vuillemin : Revue générale des sciences, 1906.
(2) Viala et Pacottet : Ann. de l'Institut national agronomique, 1906.

thalle filamenteux (fig. 9, T) ; la ressemblance avec les Endomycétées est alors presque complète.

Si, partant de la formule de l'ancêtre ascomycète :

Sporophyte, Sporange, + Gamétophyte, Gamétanges, Gamètes, Œuf, Sporogone, nous admettons le remplacement de la reproduction asexuelle avec sporanges par une reproduction asexuelle au moyen de conidies ou d'oïdies, il est évident que chez l'*Endomyces* les rameaux copulateurs qui fournissent l'asque font partie de la seconde période du développement, et cela qu'on les interprète comme gamétanges monospores ou gamètes. Dans tous les cas, il ne peut être question de les considérer comme des sporanges ; l'asque lui-même qui provient de la germination de l'œuf après fusion des gamètes est un sporogone ; il ne saurait être confondu avec le sporange ordinaire asexuel qui a disparu et se trouverait d'ailleurs dans la première partie du développement.

Fig. 9. — *Saccharomyces ellipsoïdeus.* D'après Hansen et Holm.

Si, comme nous en sommes persuadé, les Levures sont alliées aux Endomycétées et aux Gamétangiées, elles n'ont pas de sporanges et se trouvent à cet égard dans le cas des

autres Ascomycètes ; elles n'ont que des sporogones désignés ici comme là sous le nom d'asques.

C'est donc à tort, si nos déductions sont justes, que Guillermond, à l'exemple de beaucoup d'auteurs, continue d'appeler sporange l'asque des Levures et considère cet organe comme le caractère essentiel des *Saccharomyces* : « Jusqu'ici, personne n'a pu constater, dit-il, la présence de sporanges dans les formes levures dérivées de Champignons filamenteux ; le sporange semble constituer le caractère essentiel des *Saccharomyces* (1). »

Guillermond ne manque pas cependant de faire ressortir la grande analogie qui existe entre le sporange des *Saccharomyces* et un asque : « Par le mode de formation des spores aux dépens d'une petite partie seulement du cytoplasme, le reste (épiplasme) étant utilisé à la nourriture des spores, par la constitution chimique de l'épiplasme, *il y a identité entre ces deux organes de reproduction.* Bien plus, Hansen a montré que les spores de quelques Levures présentaient des formes caractéristiques analogues à celle des ascospores de certains Ascomycètes. C'est ainsi que les spores du *Saccharomyces anomalus* affectent la même forme que les spores de l'*Endomyces decipiens* (2). »

L'identité ainsi constatée entre les deux organes de reproduction est réelle : bien plus, chez les Levures, comme chez les autres Ascomycètes, une fusion de noyaux précède la formation de l'asque. Pourtant Guillermond ne paraît pas vouloir accorder la même signification partout à ces phénomènes de karyogamie, puisqu'il admet volontiers l'origine sexuelle du périthèce chez les Ascomycètes. De cette façon le sporange des Levures et l'asque des Ascomycètes étant des organes identiques, la fusion nucléaire

(1) Guillermond : *A propos de l'origine des Levures* (Comptes rendus des séances de la Société de Biologie, juin 1906).

(2) Guillermond : *loc. cit.*

qui précède la formation du premier de ces organes constituerait un acte sexuel, alors que le même phénomène n'aurait pas cette signification dans le second.

On est forcé de revenir, *si l'on tient à rester dans la logique, à la notion de l'asque ayant partout la valeur d'un sporogone.*

Si toutes les Levures fusionnaient leurs gamètes comme préliminaires à la formation de l'asque, la question de leur sexualité n'offrirait aucune difficulté. La fréquence de la parthénogénèse elle-même s'explique par la nature des gamètes et la présence d'un milieu nutritif ; mais il ne faut pas se dissimuler que la fusion des spores de l'asque dans tout un groupe de Levures est d'une interprétation difficile.

En ce moment, on ne peut qu'y voir une déviation de la sexualité ordinaire, une sorte de phénomène connexe à la parthénogénèse ; les noyaux des spores parthénogénétiques conservent une tendance à la fusion ; celle-ci ne s'étant pas réalisée au stade normal se trouve reportée plus loin. Il est remarquable que dans ce cas l'œuf puisse germer indifféremment en un nouveau sporogone (*S. Octosporus*) ou en un filament végétatif (*S. Ludwigii*). On doit regretter que la petitesse des noyaux n'ait pas permis jusqu'ici de voir comment, avec ces retards dans la fusion nucléaire, s'opère la réduction chromatique.

Il est à peine besoin d'ajouter que si nous différons d'opinion sur quelques points avec Guillermond en ce qui concerne les Levures, nous savons rendre justice à ses remarquables travaux (1).

On place parfois, tout à côté des Levures, le *Monospora*

(1) Ces lignes étaient à l'impression quand nous avons reçu un nouveau travail de M. Guillermond : *A propos de l'origine des Levures* (Extrait des Annales mycologici, vol. V, n° 1, 1907). Il nous a paru que les conceptions de l'auteur tendent à se rapprocher de plus en plus des nôtres.

cuspidata étudié par Metschnikoff; cette espèce est parasite à l'intérieur des Daphnies ; le thalle se présente sous forme d'articles qui bourgeonnent à la manière des Levures. Les asques sont aciculaires et ils ne produisent qu'une seule spore de même forme ; cette spore germe en donnant latéralement un article qui bourgeonne à son tour pour fournir un nouveau thalle (fig. 10, T).

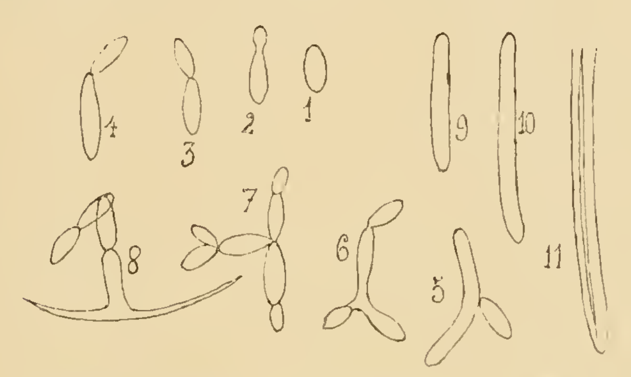


Fig. 10. — *Monospora cuspidata*, 1-7. Bourgeonnement ; 9-10. Asque ; 11. Spore dans l'asque ; 12. Spore ayant germé. D'après Metschnikoff.

Cette espèce aurait besoin d'être étudiée au point de vue cytologique.

Il en est de même du *Nematospora Coryli* décrit par Péglion (1), du *Willia anomala* découvert par Klöcker (2) et du *Saccharomycopsis capsularis*, trouvé par Schionning (3) ; dans cette dernière espèce, les spores, toujours au nombre de quatre, se forment soit dans les cellules levures soit dans les articles du mycélium.

Diplogamétées.

Nous comprenons sous cette dénomination tous les Ascomycètes chez lesquels les gamétanges n'étant plus

(1) Péglion : Centr. f. Bakt., 1897.
(2) Klöcker : C. rendus des trav. du Lab. de Carlsberg, 1904.
(3) Schionning : C. rendus des trav. du Lab. de Carlsberg, 1904.

fonctionnels ou ayant disparu, ont été remplacés par des gamétophores à diplogamètes.

Ces diplogamétées renferment le plus grand nombre des Ascomycètes ; ils représentent dans l'évolution le résultat de l'adaptation des Champignons aquatiques siphomycètes à la vie aérienne ; le développement et la structure du thalle, la nature des organes de reproduction, ne sont que l'expression de cette transformation.

Dans la reproduction asexuelle, diverses espèces de conidiophores ont remplacé les sporanges, et fréquemment il est impossible de retrouver aucune trace de parenté entre ces deux sortes d'organes ; ce n'est que par la place qu'ils occupent dans le développement et par le rôle identique de leurs corpuscules reproducteurs que l'analogie s'établit entre le sporange et le conidiophore ; la filiation, en admettant qu'elle soit toujours réelle, reste souvent obscure.

Mais parfois on retrouve encore, dans le conidiophore, des caractères du sporange ancestral ; ainsi, pour ne citer que les *Aspergillus*, tout semble indiquer que les renflements qui supportent les chainettes de conidies représentent des sporanges dont les spores sont devenues exogènes.

On peut très bien admettre que les conidiophores ont pris naissance, tantôt par *transformation directe* des sporanges et tantôt par *remplacement* ; mais certaines observations semblent mettre hors de doute que le second cas est beaucoup plus rare qu'on ne serait tenté de le supposer au simple aspect des appareils.

Ainsi le conidiophore ramifié des *Penicillium* ne paraît plus avoir aucune relation avec un sporange ; il est constitué par des rameaux dont les articles terminaux ne possèdent qu'un seul noyau. Or, en examinant une espèce de ce genre qui se développait sur de la Levure abandonnée à l'air, nous avons rencontré tous les pas-

sages entre de gros renflements à nombreux noyaux et les conidiophores ordinaires. La série des transitions montrait d'une façon nette le retour à l'état ancestral de cet appareil de fructification ; les gros renflements à nombreux noyaux ne pouvaient guère, en effet, être interprétés autrement que comme la forme sporangiale primitive qui a bourgeonné ses spores à l'extérieur et plus tard s'est ramifiée en un pinceau de filaments conidifères.

On sait, d'autre part, qu'une transformation analogue du gros renflement des *Aspergillus*, peut donner un aspect ramifié du conidiophore qui rappelle alors celui des *Penicillium*.

Aucun sporange chez les Ascomycètes n'est resté fonctionnel ; on ne trouve pas d'appareil fournissant encore normalement des spores endogènes ; les conidies ont la valeur des spores asexuelles qu'elles ont remplacées.

La transformation des organes de la reproduction sexuelle a été moins brusque ; les gamétanges ont résisté plus longtemps aux phénomènes d'adaptation. Nous en avons retrouvé de fonctionnels chez les Gamétangiées, et nous avons assisté ensuite à leur disparition dans les Gamétophorées. Dans le rameau des Diplogamétées qui a pris une importance considérable, les gamétanges ne remplissent plus aucun rôle sexuel ; *dans toutes les espèces, ils ont fourni des gamétophores qui porteront directement les gamètes* ; leur disparition en général n'est pas complète : ils se montrent encore à l'état de vestiges au début du périthèce. Leur ressemblance frappante avec les organes copulateurs du *Dipodascus* et de l'*Eremascus* ne permet pas de les confondre avec de simples organes végétatifs ; c'est cette parenté indiscutable à nos yeux qui devait induire fatalement de Bary en erreur.

Ces organes, qui continuent à rester ordinairement groupés par couples, comme dans le *Dipodascus* et l'*Eremascus*, ont été l'objet d'une transformation analogue à

celle des sporanges ; ils donnent naissance à des gamétophores ; de même que les noyaux du renflement d'un *Aspergillus* ne deviendront noyaux de conidies qu'après un nombre variable de bipartitions, de même les noyaux des gamétanges n'auront le caractère sexuel dans les diplogamètes qu'après s'être divisés une ou plusieurs fois dans l'ascogone.

Nous désignerons souvent sous le nom de pseudogamétanges ces renflements qui n'ont d'autre rôle maintenant que de fournir les gamétophores ; l'un, qui n'a plus qu'un rôle nutritif, pourra être distingué sous le nom de *trophogone* ; le second, qui fournit le gamétophore, est l'*ascogone*.

On sait que chez certaines algues, les gamètes d'un même gamétange peuvent copuler entre eux ; la distinction de gamétanges de deux sortes qui est si générale, assure l'union de noyaux appartenant à des lignées différentes ; c'est ce qui a lieu en particulier lorsque deux gamétanges sont portés par le même filament sur deux articles contigus. La différenciation en noyau mâle et en noyau femelle est d'ailleurs toute relative, puisque ces noyaux viennent en fin de compte d'un même article. C'est ce qui explique pourquoi, dans les pseudogamétanges, les noyaux qui ne doivent acquérir leur caractère sexuel que plus tard, sont encore indifférents ; *aussi le gamétophore est-il fourni selon les espèces par l'un ou l'autre des pseudogamétanges* ; mais l'origine différente des noyaux sexuels sera réalisée quand même dans les diplogamètes ; les noyaux qui copuleront appartiendront à des lignées différentes.

La séparation dans les gamétanges fonctionnels ne s'établit souvent que par le cloisonnement de l'article qui fournit les deux rameaux copulateurs ; avec les gamétophores, l'origine différente des noyaux sexuels est obtenue de deux manières : soit par une suite de bipartitions

portant sur les deux noyaux d'un article et donnant deux séries parallèles et indépendantes d'éléments nucléaires, soit par le procédé en crochet (1) : le résultat final est la formation des diplogamètes dans les deux cas.

On pourrait, en s'appuyant sur ce caractère, fonder deux grandes divisions dans les Diplogamétées, selon que les diplogamètes naissent suivant l'un ou l'autre mode ; mais une observation de Guillermond tendrait à établir que ces deux modes peuvent exister concurremment dans des espèces très voisines ; ainsi, dans les Pézizées, les diplogamètes naissent en crochet ; or il paraîtrait que dans une Pézize malheureusement indéterminée, il y aurait exception à cette règle.

Après avoir vérifié la formation en crochet de la cellule-mère des asques chez un certain nombre d'Ascomycètes, Guillermond ajoute : « Par contre, dans un *Peziza* sp., nous avons observé un mode particulier de formation des cellules-mères : ces dernières naissent d'un filament à deux noyaux accolés l'un à l'autre, qui s'allonge ; leurs deux noyaux subissent chacun une bipartition qui donne lieu à quatre noyaux qui restent accolés par paires, ressemblant tout à fait aux synkarions décrits par Maire chez les Basidiomycètes ; bientôt après, on voit apparaître au milieu du filament une membrane qui délimite deux cellules ayant chacune deux noyaux (2). » C'est la cellule supérieure qui devient la cellule-mère de l'asque.

Maire, de son côté, a signalé le même mode de formation des asques dans le *Galactinia succosa* (3).

(1) P.-A. Dangeard : *La reproduction sexuelle des Ascomycètes* (Le Botaniste, 4e série, p. 35-45).

(2) Guillermond : *Contribution à l'étude de la formation des asques et de l'épiplasme des Ascomycètes* (Revue générale de Botanique, t. XVI, 1903).

(3) Maire : *Recherches cytologiques sur Galactinia succosa* (Comptes rendus, Acad. sc., novembre 1903).

Nous n'avons aucune raison de mettre en doute ces deux observations ; cependant, nous n'en persistons pas moins à penser que le mode de formation des diplogamètes a, d'une manière générale, une grande valeur en systématique ; nous proposons de ranger au moins provisoirement les Diplogamétéesen deux séries, Rectascées et Curvascées ; les premières comprennent les espèces qui produisent leurs diplogamètes en séries ; le second groupe réunit les espèces dans lesquelles les asques se forment par le mode en crochet. Cette classification n'est, bien entendu, que provisoire ; toutes les familles n'ont pas été étudiées à ce point de vue : il n'y a donc là qu'une indication qui permet de saisir la parenté plus ou moins rapprochée des groupes entre eux. Il est naturel, en effet, de considérer comme faisant partie d'une même lignée phylogénétique, les espèces dans lesquelles l'asque montre ce mode si particulier de formation en crochet. Une exception de la nature de celle qui a été signalée par Guillermond ne peut infirmer cette conclusion : il suffit d'un simple déplacement accidentel dans l'ordre des cloisons pour expliquer le cas exceptionnel de la Pézize étudiée par cet auteur, d'autant plus que nous ignorons la structure des articles de l'ascogone qui précèdent l'article terminal : Maire, de son côté, n'est pas très explicite en ce qui concerne ces mêmes articles, puisqu'il se borne à dire que la cellule terminale est précédée d'une file de *deux* ou trois cellules binucléées dans le *Galactinia succosa*.

Le mode de formation en séries si net dans les *Exoascus* (1) caractérise un certain nombre de familles, parmi lesquelles nous pouvons ranger dès maintenant les Gymnoascées, les Pénicilliées, les Aspergillées, les Erysiphées, les Monascées, les Exoascées, etc.

(1) P.-A. Dangeard : *La reproduction sexuelle des Ascomycètes* (Le Botaniste, 4e série, p. 30-34).

Le mode en crochet se rencontre dans les Pézizées, les Ascobolées, les Sordariées, etc.

Les *Rectascées* correspondent sensiblement aux Périsporiacées ; dans les *Curvascées*, se trouvent les Discomycètes et les Pyrénomycètes.

PÉRISPORIACÉES

Ce groupe va nous fournir une abondante moisson de faits nouveaux. Bien que ce travail ait été entrepris dans le but de suivre le développement du périthèce, nous avons noté aussi fréquemment que nous le pouvions et la structure du thalle et les caractères principaux des deux modes de reproduction. Ceux qui voudront reprendre nos cultures et nos expériences se rendront compte des difficultés du sujet : ils seront plus disposés à excuser les quelques erreurs qui sont inévitables en pareille occurrence ; de même, lorsque nous serons amené à signaler des divergences de résultats ou d'interprétation, nous voudrions qu'on soit bien persuadé que nous cherchons uniquement la vérité, en dehors de toute question de personne.

Nous étudierons les diverses familles dans l'ordre suivant : Gymnoascées, Pénicilliées, Aspergillées, Monascées, Erysiphées, Exoascées.

On passe insensiblement des Gymnoascées aux Pénicilliées, et la distinction n'est qu'artificielle ; les Monascées, les Erysiphées et les Exoascées sont mieux caractérisées en tant que groupements distincts.

GYMNOASCÉES.

Les Gymnoascées dérivent des Gamétangiées, desquelles elles se distinguent par des caractères importants : ainsi nous allons retrouver dans tous les genres que nous

étudierons deux rameaux copulateurs analogues à ceux du *Dipodascus* et de l'*Eremascus* ; ces rameaux s'unissent encore parfois par une anastomose ; mais il ne se produit plus aucun échange de noyaux ; on n'observe jamais aucune fusion nucléaire ; le plus souvent d'ailleurs les deux organes, tout en se mettant en contact intime, n'offrent aucune communication directe, et les échanges ne se font qu'au travers des membranes.

Il n'existe donc pas de phénomènes sexuels à ce stade, et les deux gamétanges n'étant plus fonctionnels sont des pseudo-gamétanges ; on ne saurait établir de différence sensible entre eux, car le gamétophore se développe, suivant les genres, sur l'un ou l'autre rameau.

1° Genre *Ctenomyces*.

Le genre *Ctenomyces* a été créé par Eidam pour une espèce qui se développe sur les plumes, le *Ctenomyces serratus* (1) ; ce savant a donné une description complète et très exacte du développement ; mais l'étude histologique restait à faire tout entière ; nous avons dû l'entreprendre, afin de rechercher quelles sont, dans cette espèce, les relations des filaments copulateurs au début du périthèce.

Ctenomyces serratus Eidam.

Nous avons réussi à obtenir cette espèce en conservant dans des cristallisoirs maintenus humides, des plumes recueillies au milieu des dépôts d'ordures ménagères provenant de l'enlevage des boues de la ville de Poitiers. Le champignon ne tarde guère à se montrer ; on voit un mycélium blanc qui envahit la partie arborescente de la plume et même sa tige ; ce mycélium s'étend d'une

(1) Eidam : *Beitrag zur Kentnniss der Gymnoasceen* (Cohn's Beitr. Bd. III, p. 274).

plume à l'autre, mince par endroit comme une toile d'araignée, plus épais çà et là et formant alors des feutrages ou des touffes. On aperçoit sur ce mycélium, au bout d'un certain temps, des plaques qui paraissent constituées par une fine poussière blanche ; cet aspect est dû à une production abondante de conidies libres que nous étudierons plus en détail tout à l'heure ; d'autres conidies sont formées à l'intérieur de conceptacles ordinairement groupés dans les parties floconneuses et épaisses du mycélium. Enfin, plus tard, apparaissent les périthèces ; on ne les distingue pas à l'œil nu, tout d'abord, des conceptacles à conidies ; mais lorsqu'ils approchent de la maturité, leur teinte jaunâtre les fait reconnaître ; ils sont aussi, le plus souvent, groupés au nombre d'une dizaine ou davantage ; leur grosseur n'est pas uniforme ; elle varie du simple au double.

Les cultures se maintiennent plusieurs mois très vigoureuses ; pour les renouveler, il suffit de transporter un fragment de plume contaminée dans un autre grand cristallisoir contenant d'autres plumes ; il vaut mieux que celles-ci aient séjourné quelque temps au dehors à l'humidité ; mais cette condition n'est pas absolument nécessaire, car même avec des plumes fraîchement enlevées, l'envahissement du mycélium finit par se produire.

Nous avons essayé quelques ensemencements sur milieux nutritifs, mais sans grand succès ; étant donné que nous disposions de belles végétations sur le substratum ordinaire, il nous a paru inutile de prolonger nos expériences dans cette direction.

Nos observations s'étendent au mycélium, à la reproduction par conidies et à la reproduction par périthèces.

Le *mycélium*, au milieu des tissus de la plume qu'il envahit, se montre très irrégulièrement ramifié et cloisonné ; les articles sont de longueur variable ; au lieu d'être cylindriques, ils sont en général plus ou moins

boursouflés ; nous avons remarqué quelques anastomoses s'effectuant par l'intermédiaire de courts rameaux. Cette apparence du mycélium a été observée sur les écailles qui se détachent de la tige de la plume, lorsqu'elle se dissocie, sous l'influence de l'humidité et de l'attaque du parasite.

Nous avons revu aussi la forme singulière que présentent certains rameaux sur des mycéliums âgés ; il se forme par place de petites agglomérations de filaments enchevêtrés qui ressemblent un peu à des sclérotes ; les hyphes à parois épaisses et de couleur brune s'entre-croisent en un pseudo-parenchyme à la surface duquel se dressent certains rameaux d'aspect bizarre ; ces derniers sont cloisonnés en articles courts qui donnent chacun naissance du même côté à une protubérance ayant l'apparence d'un éperon recourbé vers le bas ; le nombre de ces articles est d'une dizaine dans chaque rameau ; leur paroi est épaisse et cuticularisée ; le protoplasma a disparu. Il est possible que ces rameaux jouent le rôle de harpons et servent à la dissémination à distance des pseudo-sclérotes sur lesquels ils sont placés ; cette opinion, qui a été formulée par Eidam, nous paraît assez naturelle (fig. 11, T).

Le mycélium aérien est constitué par des hyphes de faible diamètre qui s'allongent en ligne droite, se ramifient en branches nombreuses ; celles-ci se croisent et s'entre-croisent dans toutes les directions ; les filaments sont cloisonnés en articles d'ordinaire assez longs ; ces articles possèdent quelques noyaux, trois ou quatre, jamais un grand nombre ; ces noyaux ont la structure ordinaire, comme on peut s'en assurer lorsque les conditions de l'observation sont très favorables ; le cytoplasme, dans ces hyphes, est raréfié ; on ne distingue parfois qu'un contenu aqueux incolore ; dans d'autres articles, des granulations sont visibles ; quelques-uns mon-

trent un réseau, et s'il s'agit d'extrémités en voie de crois-

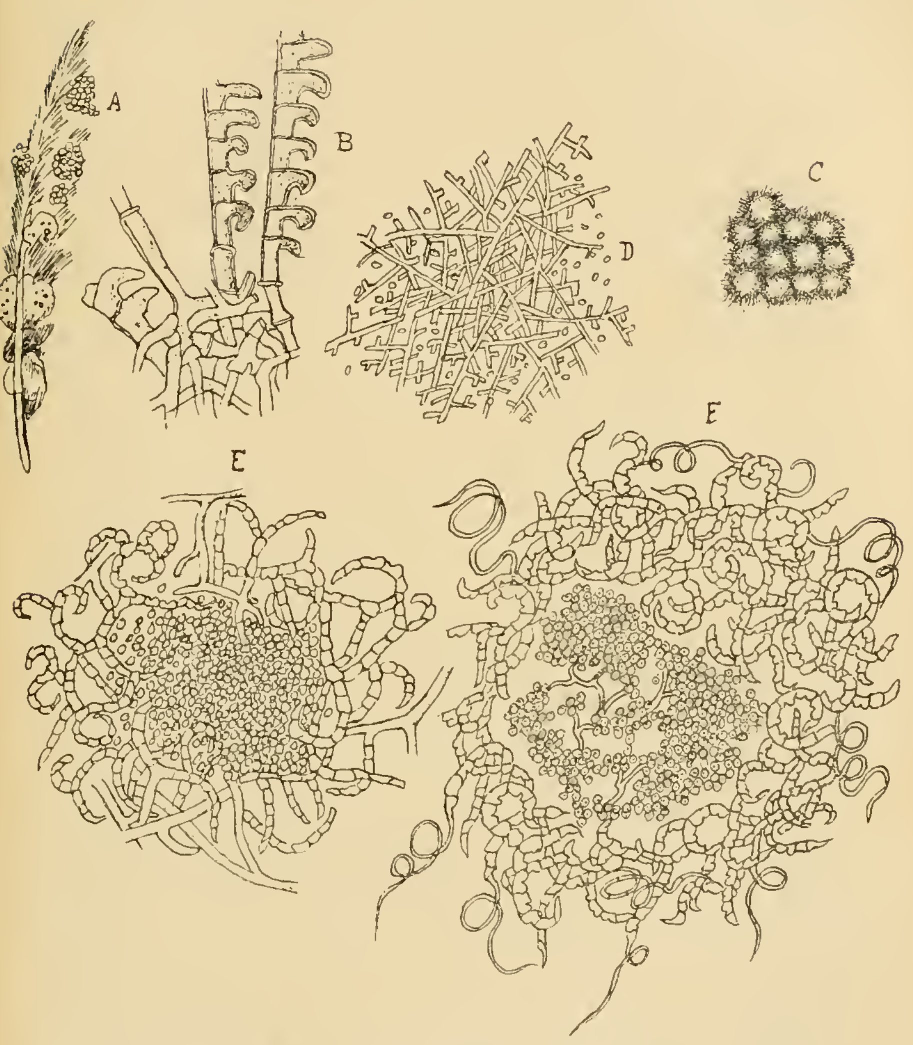


FIG. 11. — *Ctenomyces serratus*. A. Plume contaminée par le parasite ; B. Pseudo-sclérotes ; C. Groupes de périthèces ; D. Une forme de l'appareil conidien ; E. Seconde forme du même appareil ; F. Périthèce à maturité. D'après Eidam.

sance, le protoplasme est plus abondant avec quelques vacuoles.

La production des conidies dans le *Ctenomyces* est

extrêmement abondante et elle se fait soit à l'état libre, soit à l'intérieur de conceptacles que l'on peut considérer comme de véritables pycnides.

Eidam a distingué trois cas : les conidies sont portées par des hyphes isolées ; elles sont formées par groupements distincts ; elles sont contenues dans les conceptacles.

Nous avons observé ces diverses manières d'être et nous signalerons en passant les quelques remarques que nous avons pu faire à ce sujet.

Les hyphes qui portent les conidies sont des filaments aériens ordinaires ; ils forment sur toute leur surface de nombreux petits rameaux disposés irrégulièrement à angle droit ; ceux-ci restent unicellulaires et s'isolent par une cloison basilaire. Tous ces petits bourgeons sont des conidies ; elles sont ovales, allongées ou globuleuses, se détachent facilement ou restent adhérentes au filament (Pl. VI, fig. 1).

Nous avons observé des différences très grandes de grosseur : dans des cultures faites avec des fragments de plume contaminés et plongés dans un milieu nutritif à l'agar-agar, ces conidies étaient relativement volumineuses ; elles renfermaient un protoplasma abondant avec quelques vacuoles ; ordinairement solitaires, elles étaient parfois réunies en chapelet ; elles germaient au bout de quelques heures en donnant un tube mycélien d'abord simple, puis ramifié ; le filament porteur était cloisonné en articles, et chacun de ceux-ci ne fournissait qu'un rameau.

Le mycélium du substratum ordinaire ne donne jamais naissance à des conidies aussi grosses ; elles sont d'ordinaire excessivement petites et se détachent facilement.

Les filaments conidifères peuvent se ramifier en un buisson dont les diverses branches portent des conidies latérales et terminales ; ces conidies sont aciculaires. Quel-

quefois elles se cloisonnent une ou deux fois ; chacune de leurs cellules renferme alors un noyau (Pl. VI, fig. 2).

Nous avons rencontré de ces conidies cloisonnées au voisinage des périthèces ; Eidam ne les avait pas signalées.

La forme en buisson dont nous venons de parler nous conduit insensiblement à la formation des conidies par groupements distincts ; une ou plusieurs hyphes se ramifient abondamment à angle droit, entre-croisant leurs rameaux ; ces derniers forment des conidies unicellulaires analogues aux précédentes qui se trouvent ainsi agglomérées dans les mailles du réseau (fig. 11, T).

Nous arrivons enfin aux pycnides ; ce sont des conceptacles dont la grosseur est extrêmement variable et qui, comme aspect, ressemblent aux jeunes périthèces (fig. 11, T). L'intérieur est rempli de conidiophores semblables à ceux qui produisent les conidies en groupement et que nous venons de décrire ; dans la pycnide mûre, les conidiophores disparaissent en grande partie par gélification, et il reste seulement un gros amas de conidies. L'enveloppe du conceptacle est identique à celle du périthèce que nous étudierons tout à l'heure. Les pycnides et les périthèces auraient, selon Eidam, une origine identique ; ils débutent par un peloton de filaments mycéliens dans lequel une différenciation ultérieure produirait la différence de fructification ; cette opinion demande à être confirmée en ce qui concerne les pycnides.

Notre attention s'est portée sur le développement des périthèces. Eidam a montré que chaque périthèce débute par la formation d'un rameau court au contact d'une cloison, sur un filament mycélien qui ne se distingue des autres par aucun caractère visible ; il se renfle et s'isole à la base par une cloison. Un second rameau provenant de la cellule contiguë ou d'un filament voisin vient s'enrouler autour du premier. Celui-ci reste stérile, alors que

le second décrit autour sept ou huit tours de spire ; c'est l'ascogone qui subit alors un premier cloisonnement le séparant en longs articles ; ceux-ci développent des ramifications qui s'enroulent à leur tour sur le peloton ; des cloisons nombreuses divisent les filaments à partir du centre en cellules courtes qui forment un pseudo-parenchyme ; plus tard une foule de ramifications apparaissent sur ce pseudo-parenchyme ; elles s'entremêlent en dichotomies irrégulières qui finalement fournissent les asques.

Les récentes observations de Miss E. Dale sur les Gymnoascées rendaient nécessaire une étude histologique des premiers développements du périthèce dans ce genre ; ce n'est qu'après avoir continué nos cultures pendant près d'un an que nous avons obtenu enfin tous les stades que nous cherchions.

Le premier rameau est renflé dès sa naissance ; il possède déjà trois ou quatre noyaux, alors qu'aucune cloison ne le sépare encore du filament ; ce rameau est donc plurinucléé (Pl. VII, fig. 1, 2). Il s'allonge en un cylindre dans lequel le nombre des noyaux augmente et se trouve porté à 10 ou 12 environ. Pendant ce temps, un second rameau de diamètre plus petit et provenant en général d'un filament voisin, s'enroule autour du premier ; au premier tour de spire, on compte trois ou quatre noyaux ; au troisième et au quatrième tour, le protoplasma en renferme une dizaine. A ce moment la cloison basilaire peut encore manquer dans l'un et l'autre rameau (Pl. VII, fig. 7, 8).

Il ne se produit aucune communication directe entre les deux organes ; aucun échange de noyaux n'est possible ; on peut suivre leur évolution différente dans l'un et l'autre organe.

Le rameau central forme une ou deux cloisons à sa base, parfois trois, rarement davantage ; il est constitué alors

par un article terminal renfermant un protoplasma dense et chromatique qui renferme de dix à quinze noyaux et une ou deux cellules stériles à contenu incolore et dépourvues d'éléments nucléaires ; quelquefois, cependant, on trouve dans ces cellules stériles des restes de cytoplasme et deux ou trois noyaux qui ne tardent pas à entrer en dégénérescence.

On rencontre de ces rameaux avec cellules stériles qui restent isolés par suite de l'absence du second rameau copulateur destiné à jouer le rôle d'ascogone (Pl. VII, fig. 3-6).

Le plus souvent cependant, l'ascogone s'enroule autour du trophogone, avant la formation des cellules stériles ; il s'allonge très rapidement en augmentant de diamètre et ne tarde pas à décrire autour de son support six ou sept tours de spires ; ces spires, d'abord adhérentes au trophogone, ne tardent pas à s'en détacher en formant un peloton irrégulier (Pl. VII, fig. 9, 15). L'ascogone, avant tout cloisonnement, renferme plus d'une vingtaine de noyaux répartis dans un cytoplasme chromatique dense et granuleux ; il y a d'ailleurs à cet égard des différences individuelles.

Nous devons remarquer que ces noyaux sont gros, possèdent un nucléole central qui se colore bien par la méthode de Flemming et une membrane nucléaire.

L'ascogone se cloisonne alors en trois ou quatre articles qui s'allongent par croissance intercalaire et dans lesquels on compte de 6 à 12 noyaux environ ; il n'est pas rare que les parties qui correspondent aux premiers tours de spire soient sacrifiées ; le protoplasma les a abandonnées avec les noyaux qu'il contenait. Ce fait explique qu'une plus ou moins grande partie du peloton reste stérile ; mais comme les tours de spires sont orientés irrégulièrement, il n'est pas toujours facile d'affirmer que les portions dépourvues de protoplasma et de noyaux

correspondent exclusivement à l'extrémité inférieure de l'ascogone (Pl. VII, fig. 12, 15).

Nous devons nous demander ce qu'est devenue la cellule centrale pendant cette croissance de l'ascogone suivie d'un premier cloisonnement en trois ou quatre articles à nombreux noyaux.

Il n'est pas toujours facile de la retrouver au centre du peloton ; il faut de bonnes préparations ; cette cellule centrale se montre alors remplie d'un protoplasma granuleux dans lequel on peut compter de huit à douze noyaux (Pl. VII, fig. 9-12) ; le nombre de ces éléments n'a donc pas varié sensiblement depuis la formation des premiers tours de spire de l'ascogone ; quand les cellules stériles du rameau central sont visibles, on voit qu'elles donnent naissance à plusieurs branches mycéliennes ; nous pensons qu'elles peuvent prendre part à la formation de l'enveloppe du périthèce (Pl. VII, fig. 10).

Quoi qu'il en soit, il est extrêmement important de constater de la façon la plus certaine l'indépendance de la cellule centrale et de l'ascogone ; non seulement la première ne déverse pas son contenu dans l'ascogone, mais il n'y a même pas d'anastomose entre les deux organes.

C'est ordinairement au moment du premier cloisonnement de l'ascogone que le contenu de la cellule centrale commence à présenter des symptômes de dégénérescence ; le cytoplasme, de dense et chromatique qu'il était au début, devient vacuolaire et incolore, avec nombreuses granulations ; on assiste à la dégénérescence des noyaux dont le nucléole se réduit de plus en plus ; plus tard, il est difficile sinon impossible de reconnaître cette cellule centrale devenue vide et incolore au milieu du peloton, dont certaines parties elles-mêmes, comme nous l'avons dit, sont aussi dépourvues de protoplasma et stériles.

L'intérêt se concentre maintenant tout entier du côté de l'ascogone ; ses articles contiennent un protoplasma

riche en substances de réserve ; on y remarque, ainsi qu'Eidam l'a signalé, de nombreuses et grosses gouttes d'huile : dans les préparations, elles font l'effet de vacuoles ; les articles qui sont contournés irrégulièrement subissent un second cloisonnement, duquel résultent des éléments à quatre, puis à deux noyaux : ces derniers sont à peu près isodiamétriques (Pl. VI, fig. 4, 5).

L'observation devient alors de plus en plus difficile ; le peloton se trouve recouvert et entouré par un feutrage de filaments mycéliens très fins ; ces derniers proviennent des filaments qui supportent les deux filaments copulateurs ; les articles de ces hyphes n'ont chacun qu'un noyau en général (Pl. VI, fig. 3, 8, 9).

Notre description s'éloigne un peu de celle d'Eidam ; à ce stade, ce savant décrit une multiplication de cellules en pseudo-parenchyme autour du rameau central, alors que certains tours de spire sont encore libres.

D'après nos préparations, les gros articles isodiamétriques binucléés bourgeonnent chacun un rameau dans lequel passent les deux noyaux ; ces rameaux conservent un diamètre assez faible et s'enroulent en spirale à leur extrémité ; ils sont cloisonnés, et nous avons compté deux noyaux par cellule (Pl. VI, fig. 6, 7).

Le jeune périthèce comprend à ce moment un noyau central formé par le peloton primitif dont tous les éléments sont vides de protoplasma ; l'ensemble est un amas d'éléments incolores, disposés sans ordre apparent et subissant un commencement de désorganisation. Tout autour sont des *pelotons secondaires* provenant du bourgeonnement des articles binucléés, comme il vient d'être dit. Enfin, l'enveloppe du périthèce commence à se différencier au moyen d'hyphes à cellules uninucléées qui vont se ramifier d'une façon spéciale ; quelques-unes sont intercalées entre les pelotons secondaires jusqu'au voisinage du peloton primitif.

Si nos conclusions sont exactes, ce sont les pelotons secondaires qui se cloisonnent activement, se ramifient, développent finalement de courts rameaux qui se tassent en cellules binucléées ; c'est dans ces dernières qu'a lieu la fusion nucléaire ; ce sont donc des diplogamètes.

Il est probable que les noyaux copulateurs qui se trouvent en présence ont une origine différente, à partir tout au moins du second cloisonnement de l'ascogone ; mais les détails de la ramification étant fort obscurs par eux-mêmes, on ne saurait guère songer à suivre ceux des mitoses successives ; ce n'est que par analogie avec d'autres espèces qu'on peut supposer que ces mitoses sont simultanées et indépendantes à chaque division cellulaire.

Pendant ce temps, les hyphes de l'enveloppe se recourbent en forme de croissant, et elles développent du même côté, à chacun de leurs articles, des rameaux à cellules également uninucléées qui sont d'autant plus longs qu'ils sont voisins de la base ; ces rameaux se recourbent à leur tour et en produisent d'autres (Pl. VI, fig. 8, 9). Ces diverses ramifications s'enchevêtrent suivant une épaisseur qui varie avec les périthèces ; plus tard, chaque article se mamelonne du même côté en deux ou trois dents qui donnent à l'ensemble l'aspect d'engrenages ; quelques-uns des filaments se détachent perpendiculairement à la surface du périthèce et s'amincissent en longues vrilles. L'ensemble du périthèce se présente sous l'aspect figuré par Eidam.

Les diplogamètes contenus à l'intérieur du périthèce sont extrêmement nombreux ; ils sont pressés les uns contre les autres ;

Chaque asque a une largeur de 4-5 μ et une longueur de 5 μ environ.

Ces asques produisent huit spores à leur intérieur ; ces spores ont entre 1 μ 1/2 et 2 μ ; elles sont parmi les

plus petites que l'on ait signalées chez les Ascomycètes ; leur contour est globuleux ou elliptique ; la paroi est lisse et mince ; la couleur passe du jaune à une belle couleur orangée. Les asques ont une paroi très mince qui disparaît bientôt en se gélifiant, tandis que les spores restent agglomérées en petits paquets. Si on les place dans l'eau, elles augmentent de volume sensiblement et très vite ; leur couche externe se gélifie, ainsi qu'on peut s'en assurer à l'aide d'une teinture d'aniline ; la spore atteint dans ces conditions le volume de l'asque non modifié ; tous ces détails ont été fidèlement décrits par Eidam. Nous nous bornons à indiquer la présence d'un noyau au centre des spores (Pl. VI, fig. 11).

Dans la formule générale :

Sporophyte, Conidiophore, Gamétophyte
Gamétophore, Œuf, Sporogone

le développement du *Ctenomyces* nous montre les nombreux aspects sous lesquels les conidiophores peuvent se présenter dans une même espèce ; nous les voyons en particulier s'entourer d'une enveloppe qui ressemble à celle qui recouvre les gamétophores.

Mais tandis que les gamétophores peuvent encore être rattachés directement aux pseudogamétanges, il est impossible de retrouver ici le moindre lien entre les conidiophores et les sporanges

Genre *Amauroascus* Schröter.

Ce genre comprend deux espèces : l'*A. niger* et l'*A. verrucosus* ; c'est à cette dernière que nous rapportons une *Gymnoascée* que nous avons rencontrée sur des débris de plumes mélangées à du crottin.

Les caractères du genre sont : Périthèce globuleux ; péridium constitué par des filaments très fins entrelacés

en feutrage et tous semblables. Spores rondes ou elliptiques à membrane brune ou brun violet.

Les différences qui servent actuellement à distinguer les trois genres *Arachniotus*, *Amauroascus* et *Gymnoascus* sont insuffisantes (1) ; aussi cette distinction n'est-elle que provisoire.

Amauroascus verrucosus Eidam.

Nous conservons cette espèce depuis trois ans au Laboratoire dans des cristallisoirs renfermant des débris de plumes mélangés à du crottin.

Le mycélium est blanc ; il s'étend comme une mince toile d'araignée sur des espaces assez grands ; le feutrage est lâche et il laisse voir par transparence le support ; de place en place apparaissent de petits points blancs qui sont des débuts de périthèce ; ordinairement ils sont en petits groupes de deux ou trois ; on en compte une trentaine dans un rayon de deux centimètres environ. Ces nodules grossissent tous en conservant leur couleur blanche ; le feutrage mycélien qui les entoure disparaît peu à peu et les périthèces restent seuls ; leur surface est encore hérissée de filaments mycéliens pendant un certain temps ; ces périthèces peuvent atteindre jusqu'à 4 millimètres de diamètre ; ce sont les plus gros ; quelques-uns ne dépassent pas la taille de 1 à 2 millim. ; la plupart conservent la forme de sphères très régulières. A maturité, ces périthèces ont une couleur cendrée et leur surface devient lisse ; si on les dissocie à ce moment, on voit que la paroi, toujours mince, est formée de filaments mycéliens enchevêtrés en un réseau assez lâche ; leur membrane est brunâtre. A l'intérieur de ces périthèces,

(1) Ed. Fischer : *Plectascineæ* (Die naturlich. Pflanzenf., *de* Engler et Prantl. I Theil, 1897, p. 294).

se trouve une quantité considérable de spores qui sont libres ou renfermées dans des asques.

Ces spores sont exactement sphériques ; leur diamètre atteint de huit à dix μ ; elles ont une couleur jaune rougeâtre et leur membrane est échinulée ; ces protubérances prennent naissance dans une couche spéciale incolore. Les asques ont une longueur de 30 μ environ et une largeur de 20 à 22 μ ; la membrane très mince se détruit de bonne heure, mettant les spores en liberté ; ces spores sont formées au nombre de huit dans chaque asque (Pl. X, fig. 5, 6).

Nous avons essayé des cultures de cette espèce sur divers milieux nutritifs, mais sans grand succès, et nous avons dû nous borner pour l'étude du développement à celles que nous obtenions sur le substratum normal.

L'espèce n'exige qu'une humidité modérée qu'il n'est pas toujours facile de doser exactement ; dans les cristallisoirs où se cultive le mycélium, on observe de temps en temps des poussées de végétation dont il faut profiter.

Nous avons fixé et coloré de nombreux échantillons, avant d'arriver à rencontrer les débuts de périthèce en nombre suffisant pour en faire une étude complète ; ces toiles formées par le mycélium sont tellement délicates et minces qu'elles se brisent quand on essaie de les enlever : pour remédier à cet inconvénient, nous avons essayé de plonger le support tout entier avec son revêtement dans le liquide fixateur ; ce n'est qu'après coloration que nous essayions ensuite d'isoler les diverses parties du mycélium sous la lamelle.

Le mycélium est formé par des filaments de faible diamètre (1 à 2,5 μ en moyenne) qui sont ramifiés ; les articles assez longs sont plurinucléés (Pl. VIII, fig. 1).

Les périthèces prennent naissance sur les filaments les plus gros ; ceux ci ont un diamètre de 40 à 50 μ ; on rencontre, à l'origine, deux rameaux copulateurs comme

dans le *Ctenomyces* ; mais on n'observe pas la même régularité dans la forme de ces rameaux ; de plus, ces formations sont fort rares.

Les rameaux copulateurs sont fournis, au moins le plus souvent, par des filaments différents.

La cellule centrale, stérile comme dans le *Ctenomyces* et les *Gymnoascus*, est irrégulière et diversement contournée ; le second rameau qui s'enroule autour d'elle donne très vite de nombreuses ramifications ; celles-ci se dressent en un buisson serré au milieu duquel on aperçoit encore pendant quelque temps les vestiges de la cellule centrale.

Nous avons fini par obtenir tous les stades de la formation du périthèce : les deux rameaux copulateurs se forment à l'entre-croisement de deux filaments et à leur point de contact ; ces filaments sont constitués par des articles assez longs à nombreux noyaux. Les deux rameaux sont d'abord cylindriques ; avant toute formation de cloison basilaire, ils renferment déjà de six à dix éléments nucléaires ; en général, ils sont disposés parallèlement et se touchent dans toute leur longueur (Pl. VIII, fig. 3, 6, 8, 10) ; il existe d'autres dispositions qui s'écartent plus ou moins du type normal (Pl. VIII, fig. 12, 13). Le cytoplasme est ordinairement clair ou finement granuleux ; parfois on y distingue des vacuoles (Pl. VIII, fig. 11). Les cloisons basilaires se montrent assez tardivement dans chacun des rameaux.

Les deux rameaux sont presque semblables au début ; l'un d'eux est cependant parfois en légère avance sur l'autre ; il est aussi plus gros. Si nous avions encore affaire à des gamétanges, on serait tenté de désigner l'un sous le nom d'oogone et le second sous le nom d'anthéridie.

Il nous a été facile d'établir que ce sont bien des pseudogamétanges ; à aucun moment il ne se produit de communication entre les deux organes ; à plus forte raison, il n'existe pas d'échange de noyaux.

Les deux pseudogamétanges ont ici, comme dans le *Ctenomyces*, un rôle différent à remplir ; l'un va se ramifier en ascogone portant les asques ; le second va jouer simplement un rôle nourricier, en abandonnant par osmose à l'ascogone les substances nutritives qui lui viennent du mycélium : c'est le *trophogone*.

Il est bon de remarquer que dans la transformation des gamétanges en pseudogamétanges, ce n'est pas toujours l'anthéridie qui est devenue trophogone et l'oogone qui s'est transformée en ascogone.

Ainsi, dans les trois genres que nous étudions chez les *Gymnoascées*, il semble bien certain que c'est le rameau anthéridien qui fournit le gamétophore ; dans le *Ctenomyces* le fait est déjà très apparent ; il n'est guère discutable chez l'*Aphanoascus*.

Cela nous montre ce que nous savions déjà d'autres côtés, à savoir que la distinction en noyaux mâles et noyaux femelles est de peu d'importance en sexualité ; il est indifférent que ce soit l'un ou l'autre des rameaux qui fournisse l'ascogone.

On pourrait même aller plus loin ; nous avons rencontré une fois deux périthèces voisins ; dans chacun, le rameau pseudo-anthéridien était fourni par le même filament. Il serait assez naturel d'en conclure qu'il existe des thalles ou des parties de thalle qui produisent les uns uniquement des trophogones, les autres des ascogones.

L'espèce aurait eu ainsi un thalle mâle et un thalle femelle : nous ne reculons nullement devant cette hypothèse qui se concilie fort bien avec l'absence de fécondation actuelle au niveau des gamétanges. Cette absence de fécondation est d'ailleurs absolument indiscutable, et nous allons voir l'ascogone se ramifier abondamment, alors que le trophogone montre encore tous ses éléments nucléaires très distincts (Pl. VIII, fig. 14).

Ce cas nous semble analogue à celui de certaines espèces d'animaux chez lesquels il existe des mâles alors que des femelles sont devenues hermaphrodites ; ici, c'est le phénomène inverse ; mais la chose n'a aucune espèce d'importance, car plus loin nous trouverons d'autres exemples dans lesquels ce sera le thalle à pseudo-oogones qui fournira les gamétophores.

Nous avons réuni un assez grand nombre d'exemples représentant la ramification de l'ascogone à ses stades successifs ; cet ascogone se remplit d'un cytoplasme dense ; ses noyaux se divisent activement et on voit apparaître de nombreuses ramifications (Pl. VIII, fig. 14, 15) ; le trophogone conserve ses dimensions ; on y retrouve encore tous les éléments nucléaires qu'il possédait au moment de sa formation.

L'ascogone avec ses nombreux rameaux ne se cloisonne qu'assez tardivement (Pl. IX, fig. 1, 2, 3, 4) ; il se produit un buisson à l'intérieur duquel on n'aperçoit plus qu'un pseudo-parenchyme irrégulier ; les filaments qui occupent la surface et proéminent sont terminés par des articles à protoplasma dense et chromatique dont la plupart possèdent deux noyaux (Pl. IX, fig. 6, 7).

Pendant ce temps, on voit des rameaux se former en grand nombre sur le filament qui porte le gamétophore ; nous ignorons si le second filament peut aussi prendre part à cette production de rameaux qui va avoir pour effet de constituer rapidement une enveloppe au gamétophore.

Celui-ci va continuer à se ramifier ; ses articles binucléés superficiels se prolongent en filaments qui s'enroulent sur eux-mêmes en constituant un assez grand nombre de pelotons secondaires ; ils apparaissent nettement au milieu du feutrage formé par les ramifications des filaments stériles, à cause de leur protoplasma dense et chromatique.

Le feutrage s'étend à une certaine distance tout autour de l'ensemble des pelotons secondaires et délimite ainsi vaguement la surface du périthèce ; de cette surface quelques filaments partent en rayonnant (Pl. X, fig. 1).

Dans chaque peloton, il se produit une ramification et un cloisonnement en articles isodiamétriques (Pl. X, fig. 3, 4); le diamètre des rameaux a notablement augmenté ; les noyaux sont plus faciles à étudier ; ainsi, dans de bonnes préparations, nous avons nettement vu dans les derniers articles binucléés le nucléole coloré en rouge, alors que la chromatine teinte en bleu se trouvait en petit amas à côté ; la position de ces noyaux semblait correspondre à des mitoses simultanées et parallèles ; nous pensons, sans pouvoir l'affirmer, que de telles mitoses existent depuis le second cloisonnement de l'ascogone.

Le procédé de formation du gamétophore est sensiblement le même que dans le *Ctenomyces* ; chez celui-ci, nous avons mieux suivi l'origine des pelotons secondaires ; dans l'*Amauroascus*, nous avons établi par contre avec plus de précision le cloisonnement définitif en diplogamètes et la formation des asques ; les deux descriptions se complètent l'une l'autre.

Chaque peloton donne ainsi naissance à un certain nombre d'articles qui sont des diplogamètes ; il n'est pas toujours facile de reconnaître leurs relations exactes, car par suite de l'augmentation de volume de ces cellules, elles se trouvent pressées les unes contre les autres ; la difficulté est encore augmentée par le fait que certaines sont déjà transformées en asques.

Au moment de la fusion des deux noyaux, chaque diplogamète a un diamètre moyen de 7 μ ; après la copulation, l'œuf arrive rapidement à atteindre un diamètre de 16 à 20 μ ; c'est alors une grosse vésicule à membrane mince, à protoplasma pariétal limitant une ou deux grandes

vacuoles ; le noyau de fusion est très net avec sa membrane nucléaire, son nucléole et quelques granulations chromatiques ; son diamètre est de 3 μ 5 (Pl. X, fig. 2, 4) ; il subit trois bipartitions successives.

La division du noyau n'a pas été suivie dans ces asques ; nous avons simplement constaté la présence de 8 spores à leur intérieur.

Autour de ces groupes d'asques, circulent quelques filaments mycéliens qui représentent la partie basilaire et stérile du gamétophore ; ce sont les plus gros : les cloisons y sont espacées ; çà et là, on retrouve encore quelques noyaux ; ces tubes conservent probablement pendant longtemps la propriété de transmettre aux diplogamètes et aux œufs les aliments venant du thalle ; ils finissent par se désorganiser en se gélifiant. D'autres filaments plus fins appartiennent à l'enveloppe et se continuent avec elle ; la seule modification que subissent les hyphes du péridium consiste en un épaississement des membranes qui en même temps se colorent en brun ; à ce point de vue, la paroi du périthèce est d'organisation plus simple que celle du *Ctenomyces* (Pl. X, fig. 2) ; nous n'avons pas même à y signaler la présence de ces rameaux recourbés en crochet qui ont été si bien figurés par Brefeld dans le *Gymnoascus Reesii*.

Nous avons déjà vu quels sont les caractères des spores ; avec de bonnes colorations, on aperçoit au centre de chacune d'elles un noyau nucléolé.

L'*Amauroascus verrucosus* est maintenant une de nos espèces les mieux connues dans son développement ; c'est aussi l'une des plus intéressantes.

On peut être surpris que nous n'ayons pas rencontré une formation de conidies dans cette espèce ; il faut croire que la reproduction asexuelle a disparu ou ne se produit que sur certains milieux. Cette absence de spores est d'autant plus remarquable que dans les *Ctenomyces* et

les *Aphanoascus* nous avons toujours obtenu ces éléments en grande abondance.

Les résultats qui nous sont fournis par l'étude de l'*Amauroascus* sont, il nous semble, assez convaincants ; si une fécondation avait lieu entre l'ascogone et le second filament copulateur, c'est bien dans un cas de ce genre qu'elle serait facile à constater. Nous sommes, en effet, encore au voisinage des Gamétangiées et des Oosporées ; malgré cela aucun échange n'a lieu, aucune fusion nucléaire ne se produit, aucun œuf n'est formé à ce stade.

Schématiquement, le périthèce est constitué par un seul gamétophore très ramifié dont les ultimes ramifications portent les diplogamètes ; le second rameau n'a plus manifestement qu'un rôle nutritif. Tout est d'ailleurs combiné pour assurer une bonne nutrition des œufs et leur germination en sporogones ; la gélification du feutrage mycélien qui les entoure fait penser au rôle que jouent les assises transitoires dans les sporanges des Cryptogames vasculaires.

Les diplogamètes se trouvent protégés à leur naissance par l'enveloppe du périthèce exactement de la même façon que les conidies du *Ctenomyces* dans leurs pycnides.

Genre *Aphanoascus*.

Ce genre a été créé par Zukal pour une espèce se rapprochant des *Gymnoascus* par l'aspect du périthèce jeune, le mode de formation des spores et leur disposition ; la seule différence importante consiste en ce que la paroi du fruit mûr est constituée par un pseudo-parenchyme compact au lieu d'un simple feutrage (1).

Zukal a placé le genre *Aphanoascus* dans les Gym-

(1) Zukal: *Ueber einige neue Pilzformen und über das Verhaltnis der Gymnoasceen zu den ubrigen Ascomyceten* (Berichte d. d. d. bot. Gesell., Bd. VIII, 1890).

noascées ; Fischer le range parmi les Aspergillacées à cause de son péridium pseudo-parenchymateux (1) ; tout dépend de la façon dont on veut caractériser chacune de ces familles.

Comme nous allons le voir, ce genre est un genre de transition, et comme tel il possède des affinités avec plusieurs groupes comme les *Onygenaceæ*, les *Elaphomycetaceæ* et même les *Tuberaceæ ;* nous ne serions pas surpris que la parenté fût plus grande avec ces dernières familles qu'avec les Aspergillacées.

Nous maintiendrons le genre *Aphanoascus* au sommet des Gymnoascées en attendant qu'on connaisse mieux les débuts du périthèce dans les familles voisines.

Aphanoascus cinnabarinus Zukal.

Zukal avait rencontré cette espèce sur des excréments d'alligator conservés en chambre humide ; il a donné une description suffisamment précise de l'espèce pour qu'il n'y ait pas erreur dans l'identification ; mais l'étude du développement restait à faire. Cette espèce est l'une de celles qui offrent le plus d'intérêt au point de vue du développement du périthèce : nous l'avons rencontrée pour la première fois sur des débris de plumes, en voie de pourriture, pendant l'hiver de 1904.

Les périthèces étaient fixés à la surface des tiges ; ils sont sphériques ; leur dimension est de 1/2 à 2 millimètres ; ils sont d'abord de couleur jaune-brun ; ils deviennent rouges à maturité (Pl. XI, fig. 5). Le péridium est formé par plusieurs assises de cellules polyédriques unies en tissu : à l'intérieur du fruit, se trouve la masse des asques et des spores (Pl. XI, fig. 6) ; les asques ont un diamètre de 12 à 15 μ ; ils contiennent huit spores rou-

(1) Fischer : *Plectascineæ* (Die naturl. Pflanzenf., *loc. cit.*, p. 299).

geâtres de forme elliptique ou arrondie, d'un diamètre de 5 μ et à surface réticulée (Pl. XIII, fig. 8).

Nous avons cru tout d'abord avoir affaire à une espèce sessile d'*Onygena*, voisine de l'*O. caprina* ; ce n'est qu'après d'assez nombreuses recherches bibliographiques que nous nous sommes aperçu qu'il s'agissait de l'*Aphanoascus cinnabarinus*.

Nous avons étudié l'espèce sur son substratum naturel et en cultures artificielles.

Sur *pommes de terre*, la culture donne naissance à un mycélium blanc, peu proéminent, à végétation plutôt lente : il n'envahit que lentement la surface ensemencée et se montre pulvérulent à l'endroit de formation des conidies.

Sur *carotte*, le mycélium est plus vigoureux ; il est floconneux par places et forme des conidies en grand nombre.

Ce sont les cultures sur agar qui ont fourni les meilleurs résultats : nous avons réussi dans ces dernières à obtenir des périthèces, alors que les précédentes n'ont jamais fourni que des conidies. Le mycélium s'étend d'abord sur toute la surface de l'agar ; il est floconneux et il arrive en rayonnant à dépasser plus ou moins les limites du milieu nutritif ; on observe d'abord une production de conidies, et au bout d'un mois ou deux apparaissent les périthèces. Ces périthèces sont incolores au début, mais, en approchant de la maturité, ils prennent leur couleur rouge ordinaire. Dans nos cultures, ces périthèces étaient toujours assez rares ; de plus, sur une série de nombreux tubes ensemencés, deux ou trois seulement ont produit des périthèces, les autres sont restés stériles. Le mycélium conservait sa couleur blanche jusqu'à la fin.

Les cultures sur débris de plumes donnent lieu à un nombre beaucoup plus élevé de périthèces ; mais elles

sont moins favorables pour l'étude des conidies et du mycélium.

Le *mycélium* est formé de filaments ramifiés dont le diamètre varie entre 1,5 et 4 μ ; la plupart des articles sont plurinucléés ; quelques-uns n'ont exceptionnellement qu'un noyau ; les rameaux se forment tantôt au voisinage de la cloison, tantôt vers le milieu de l'article.

Dans cette espèce, la reproduction par conidies prend une grande importance.

On rencontre sur le mycélium recueilli à la surface des fragments de plumes des rameaux courts qui prennent une cloison basilaire et se transforment directement en conidies ; le même article peut ainsi donner naissance à deux ou trois conidies placées les unes à droite, les autres à gauche ; ces conidies sont légèrement renflées ; leur longueur est de 12 μ environ sur une largeur de 3 ou 4 μ ; elles renferment de quatre à six noyaux en moyenne (Pl. XII, fig. 2) : certaines conidies terminent un rameau à plusieurs cellules.

Dans les milieux artificiels, la ramification est beaucoup plus abondante et c'est alors que les conidiophores prennent l'aspect de ceux qui ont été décrits par Zukal (Pl. XI, fig. 1-4) ; les conidies sont terminales ou intercalaires ; les conidies terminales sont disposées sur deux rangs et se détachent des conidiophores à angle droit ; leur longueur atteint 20 μ et leur largeur 10 μ ; ces conidies renferment un nombre variable de noyaux. Les conidiophores forment de véritables buissons ; sur pomme de terre, la couleur du mycélium devient d'un blanc sale au moment où ces conidies se détachent.

D'après Eidam, ces conidiophores rappellent sous une forme un peu plus compliquée ceux des *Ctenomyces* ; nous ne voyons, pour notre part, aucune différence essentielle entre les deux fructifications. Toutefois, si le mode de formation est semblable dans les deux cas, il y a

peut-être lieu de faire une distinction en ce qui concerne la structure : tandis que les conidies du *Ctenomyces* sont uninucléées au moins le plus souvent, celles de l'*Aphanoascus* ont une structure nettement plurinucléée.

La formation du périthèce débute par l'accolement de deux rameaux copulateurs ; ceux-ci se comportent d'une manière générale comme dans les *Ctenomyces* ; ils prennent naissance côte à côte sur un même filament du thalle ou sont portés par deux hyphes différents ; cela ne parait avoir aucune importance (Pl. XII, fig. 3-5).

L'un des rameaux se renfle en une sphère qui un peu plus tard se sépare du filament par une cloison ; le second qui est claviforme vient s'appuyer sur le premier et commence bientôt à s'enrouler sur lui (Pl. XII, fig. 8-9). Ces rameaux reçoivent leurs noyaux de l'article qui les porte et ils sont toujours plurinucléés dès le début ; au moment de la formation de la cloison basilaire, le nombre des éléments nucléaires n'était jamais, dans nos préparations, inférieur à trois, et souvent il était d'une dizaine environ. Les deux organes restent complètement indépendants ; aucun échange direct de substance n'a lieu à ce stade ni aux stades suivants.

Le nombre des noyaux augmente dans chaque cellule ; avant toute croissance du rameau externe en ascogone, on compte déjà parfois à son intérieur une quinzaine de noyaux ; la cellule centrale en renferme alors une vingtaine (Pl. XII, fig. 10-13).

Cette cellule centrale découpe ordinairement à sa base une cellule qui lui sert de piédestal et qui renferme elle-même un certain nombre de noyaux ; cette cellule basilaire fournit deux ou trois petits filaments qui prendront part à la constitution du péridium.

On rencontre parfois des vésicules groupées par deux ou trois ; elles ont un diamètre de 10 à 15 μ, renferment un protoplasma dense avec de nombreux noyaux ; nous

les interprétons comme des sortes de gemmes ; ces éléments proviendraient d'une modification du rameau central en l'absence de l'ascogone nécessaire à la formation d'un périthèce (Pl. XII, fig. 6, 7).

Les articles du mycélium qui supportent les rameaux copulateurs ont leurs noyaux visibles et un protoplasma assez dense.

Nous allons maintenant essayer de suivre la destinée différente de l'ascogone et de la cellule centrale ou trophogone. Celle-ci est devenue une grosse sphère d'un diamètre de 12 μ environ ; elle est remplie d'un cytoplasme finement granuleux, dense, chromatique, avec quelques vacuoles dispersées dans la masse ou une seule grande vacuole au centre. Le nombre des noyaux ne dépasse guère une vingtaine ; avec de bonnes colorations, on reconnaît qu'ils ont, malgré leur petitesse, la structure ordinaire (Pl. XII, fig. 13).

L'ascogone forme maintenant un gros cordon qui s'enroule sur la sphère centrale ; son diamètre est de 5 μ environ ; il décrit un tour de spire dans le voisinage de l'équateur de la sphère et ensuite commence à se ramifier. Le cytoplasme de l'ascogone ressemble à celui de la cellule centrale ; il est très dense, finement granuleux et chromatique ; vers la base apparaissent quelques vacuoles. Le nombre des noyaux peut s'élever jusqu'à quarante.

Les détails qui précèdent permettent déjà de se rendre compte qu'aucune fécondation n'a lieu à ce stade ; les noyaux de la cellule centrale sont toujours à leur même place, et quand le réactif fixateur a contracté le cytoplasme de cette cellule, on voit tout autour une zone libre ; si quelque filet, si mince fût-il, mettait en communication les deux organes, on ne saurait manquer de l'apercevoir, (Pl. XI, fig. 7).

L'ascogone se ramifie bientôt en deux ou trois grosses branches qui en s'enroulant irrégulièrement les unes sur

les autres et en se ramifiant elles-mêmes, forment un peloton (Pl. XII, fig. 14, 15) ; c'est sur cet ensemble que porte un premier cloisonnement (Pl. XII, fig. 15), puis un second ; ce dernier a pour résultat de découper des articles isodiamétriques à deux noyaux (Pl. XIII, fig. 1-3).

Pendant que l'ascogone subit cette ramification et ce cloisonnement, le mycélium qui a fourni les rameaux copulateurs donne naissance à de fins filaments qui viennent se ramifier autour du peloton ; c'est le début de l'enveloppe du périthèce ; ces filaments pénètrent également à l'intérieur des branches enroulées de l'ascogone et les écartent les unes des autres (Pl. XIII, fig. 1-3).

Nous avons fait de nombreuses sections au microtome dans ces jeunes périthèces, après inclusion dans la paraffine ; nous avons pu nous assurer de cette façon que la grosse cellule centrale renferme encore son protoplasma et ses noyaux ; le protoplasma est resté chromatique ; mais les noyaux commencent à manifester des signes certains de dégénérescence ; son diamètre atteint 20 μ ; la surface du protoplasma est séparée de la membrane par un intervalle plus ou moins grand (Pl. XI, fig. 8).

Pour les périthèces plus gros, il faut continuer à avoir recours aux inclusions ; on retrouve pendant très longtemps les traces de la cellule centrale (Pl. XIII, fig. 4) ; le protoplasma n'y forme plus qu'une sorte de squelette réticulé sans traces d'éléments nucléaires ; ce réseau finit lui-même par disparaitre, de telle sorte que la vésicule est vide de son contenu.

Pendant ce temps, les cellules binucléées de l'ascogone, ou tout au moins quelques-unes d'entre elles, ont donné naissance à des filaments assez gros qui sont entremêlés aux hyphes végétatives ; on les reconnaît à leurs noyaux ; comme ces filaments suivent des trajets sinueux et que les articles sont assez longs, il est bien difficile de dire si la structure binucléée se maintient, mais la chose est pro-

bable (Pl. XIII, fig. 4). Ces filaments donnent naissance, comme chez les *Ctenomyces*, à des pelotons secondaires dont les ramifications ultimes fournissent les asques (Pl. XIII, fig. 6, 7) ; à ce moment, la structure binucléée se manifeste à nouveau pour la formation des diplogamètes.

En dehors des pelotons secondaires, les filaments végétatifs s'entrecroisent en un feutrage de plus en plus dense ; à la périphérie, les articles qui ont de trois à cinq noyaux s'ajustent en un pseudo-parenchyme compact ; l'écorce du péridium comprend ainsi quatre ou cinq assises de cellules polyédriques réunies sans aucun méat (Pl. XIII, fig. 7) ; vers l'intérieur, elle se continue en feutrage avec les autres filaments végétatifs qui entourent les ramifications de l'ascogone.

Il m'a paru que chaque œuf, après la fusion nucléaire qui s'effectue dans les diplogamètes, se développait latéralement en un sporogone pédicellé ; nous avons trouvé de ces asques avec deux, quatre ou huit noyaux qui étaient encore fixés aux ramifications des pelotons secondaires ; ces asques avaient en hauteur 15 μ environ, et en largeur 10 μ seulement (Pl. XIII, fig. 7).

A maturité, le feutrage interne s'est gélifié et a disparu en grande partie ; il ne reste plus que la paroi avec ses quatre ou cinq assises de parenchyme et la masse des asques et des spores qui remplissent la cavité ; les cellules de l'écorce ont leurs membranes épaissies et colorées en brun, surtout dans l'assise externe (Pl. XIII, fig. 8).

Pendant leur développement, ces périthèces sont plongés dans un feutrage mycélien qui porte fréquemment des conidies ; après délimitation de l'écorce, ce feutrage disparaît peu à peu dans les cultures sur fragments de plume, de sorte que les périthèces mûrs se trouvent isolés avec une surface lisse et même luisante (Pl. XI, fig. 6).

Ce développement concorde très exactement avec celui que nous avons rencontré dans les deux genres *Ctenomyces* et *Amauroascus*. Dans ces trois exemples, l'ascogone et le trophogone se comportent identiquement ; le gamétophore lui-même se cloisonne en passant par les mêmes phases ; en partant de l'ascogone à nombreux noyaux, nous avons d'abord un premier cloisonnement qui donne naissance à des articles possédant un nombre plus réduit d'éléments nucléaires, puis un second cloisonnement fournit des articles qui possèdent deux noyaux. Tous ces articles ne sont pas utilisés ; quelques-uns seulement vont donner naissance à des rameaux qui s'allongent et se recourbent en peloton ; ces pelotons se cloisonnent en diplogamètes. Il est probable que la structure binucléée persiste à partir du second cloisonnement de l'ascogone par une série de mitoses simultanées, comme chez les Basidiomycètes ; mais la difficulté du sujet est telle que nous ne saurions l'affirmer.

L'ensemble des articles inutilisés dans la formation des diplogamètes se désorganise finalement au profit des œufs et des ascospores ; il joue par conséquent un rôle analogue à celui des assises transitoires dans les sporanges des Cryptogames vasculaires.

L'enveloppe du périthèce est constituée par les rameaux qui se développent à la base du trophogone et de l'ascogone. L'état plus ou moins dense du feutrage qui constitue cette enveloppe ne peut servir à caractériser une famille ; et si on veut conserver le genre *Aphanoascus* à côté des *Ctenomyces* on sera obligé de remplacer pour cette famille le nom de Gymnoascée par un autre qui ne soit pas en contradiction avec la structure même du périthèce.

A tous égards, nous regrettons qu'on ait employé pour ces Champignons et ceux qui leur ressemblent cette expression de Gymnoascées qui s'appliquerait bien plus

exactement aux Endomycétées et aux Saccharomycétées. Mais il est impossible de songer maintenant à la détourner de son attribution primitive.

Si le développement du périthèce chez les Gymnoascées se fait suivant un mode identique, la reproduction asexuelle montre de très grandes variations. Nous avons rappelé celles que l'on observe dans le *Ctenomyces serratus* et chez l'*Aphanoascus cinnabarrinus*. De son côté Miss E. Dale (1), à la suite de nombreuses cultures sur différents milieux, signale l'absence de spores asexuelles dans le *Gymnoascus Reesii* ; nous avons fait aussi une remarque du même genre, à propos de l'*Amauroascus verrucosus* qui dans nos cultures n'a jamais fourni de conidies. Par contre Miss E. Dale a rencontré des conidiophores dans le *Gymnoascus setosus* ; ce sont des hyphes aériennes qui produisent des conidies en verticilles ; ces conidies sont susceptibles de bourgeonner directement des conidies secondaires. Chez le *Gymnoascus candidus*, il y a production d'oïdies nombreuses en longues chaines sur des filaments aériens.

Cette diversité dans la forme des spores devait attirer l'attention des auteurs ; c'est ainsi que Matruchot et Dassouville ont signalé la possibilité d'une parenté entre les Gymnoascées et certains Champignons dermatophytes comme les *Trichophyton* ; ils ont même réussi plus tard à obtenir les périthèces avec une teigne du Chien (2).

Nous nous trouvons pour la première fois, avec les Gymnoascées, en face de cette question qui va se poser maintenant chaque fois que nous étudierons un groupe,

(1) Miss E. Dale : *Observations on Gymnoascaceæ* (Ann. of Botany, vol. XVII, juin 1903).

(2) Matruchot et Dassonville : *Sur le Ctenomyces serratus* (Bullet. Soc. Mycol. de France, t. XV, 1899, p. 305). *Sur une forme de reproduction d'ordre élevé chez les Trichophyton* (Id., t. XVI, 1900, p. 201). *Eidamella spinosa* (Id., t. XVII, 1901, p. 123).

une famille, une espèce ; les organes désignés par de Bary sous le nom de pollinodes et d'archicarpes sont-ils encore fonctionnels? Quels sont leur nature et leur rôle ? *Existe-t-il encore réellement une fécondation à l'origine du périthèce ?*

Les uns penchent pour la négative, ; les autres affirment l'existence de cette fécondation.

Baranetzki, qui a décrit très exactement en 1872 le *Gymnoascus Reesii*, avait insisté sur l'absence de toute communication entre les deux rameaux copulateurs, cellule ascogène et cellule stérile ; mais il pensait que les phénomènes d'osmose qui se produisaient entre les deux organes étaient suffisants pour caractériser un phénomène sexuel (1).

Brefeld étudiant cette même espèce ne rencontre qu'un seul rameau au début du périthèce ; les cas où il en existe deux seraient, d'après lui, d'ordre pathologique ; aussi, pour ce savant, la question de sexualité ne se pose même pas (2) ; c'est aussi l'opinion de Zukal (3).

Eidam, en nous faisant connaitre le *Ctenomyces serratus* d'une manière si complète au point de vue morphologique, n'a pas rencontré de fusion entre les deux rameaux ; elle n'existe pas davantage dans les autres espèces, étudiées par Eidam (*Gymnoascus Reesii*), *Gymnoascus ruber* (4) et *Gymnoascus setosus* (5).

L'absence de communication entre les deux organes copulateurs admise par tous ces auteurs ne permet pas d'admettre l'origine sexuelle du périthèce chez les Gymnoascées.

(1) Baranetzki : *Entw. der Gymnoascus Reesii* (Bot. Zeit., p. 145, 1872).
(2) Brefeld : *Bot. Unters., loc. cit.* Heft II, Leipzig, 1874.
(3) Zukal : *loc. cit.*
(4) Eidam : *loc. cit.*
(5) Eidam : *Ueber Entw. d. Askomyceten* (Jahr. der Schl. Gesell., p. 175, 1883).

Sur ces entrefaites, Harper est venu proclamer faussement qu'une fécondation existait à l'origine du périthèce chez le *Sphœrotheca* et le *Pyronema* ; le résultat ne s'est pas fait longtemps attendre.

Nous voyons Miss Dale, dans un travail qui par ailleurs est intéressant, déclarer que ses observations ne laissent aucun doute sur la réalité d'un acte sexuel, sinon dans toutes les espèces, au moins dans le *Gymnoascus Reesii* et le *Gymnoascus candidus* (1).

Dans la première de ces espèces, les deux cellules s'appliquent étroitement l'une sur l'autre, bientôt la cloison qui les sépare disparaît et les deux cellules se fusionnent. Il est facile de se rendre compte que description et figures sont de beaucoup inférieures à ce que l'on trouve dans le travail de Baranetzki ; ce dernier savant aurait vu sans aucune difficulté une communication de cette nature entre les deux organes, si elle avait existé. Miss Dale attribue aussi aux jeunes rameaux un seul gros noyau nucléolé, alors que plus tard chaque cellule, au moment de la conjugaison, contient un grand nombre de noyaux. L'étude que nous venons de faire montre que chez les *Gymnoascées*, ascogone et trophogone sont plurinucléés dès leur formation. Si nous voulions insister davantage sur le peu de confiance qu'on est en droit d'accorder aux renseignements cytologiques fournis par cet auteur, nous signalerions encore ce passage : In the young spores, there are two deeply staining bodies ; in others, a single elongated body, which in some cases is thickened at each end and in other cases is thickened in the centre. These observations suggest *a nuclear fusion* in the spores like that in the spores of Uredineæ (2) ». Or les ascospores des Gymnoascées sont à un seul noyau. Les lecteurs peu familiarisés avec ces sujets seraient exposés à admettre que le

(1) Miss Dale : *loc. cit.*, p. 586.
(2) Miss Dale : *loc. cit.*, p. 581.

cycle du développement comprend trois fusions nucléaires successives : au début du périthèce, à la formation des asques, à l'intérieur des ascospores.

Miss Dale ne va pas cependant jusqu'à affirmer l'existence d'une fusion des noyaux de la cellule stérile et de l'ascogone : elle se contente d'écrire : « At the time of fusion a considerable portion of the wall between the two cells breaks down and the nuclei and protoplasma become mingled. Doubtless a nuclear fusion now takes place, but this has not been determined with certainty (1). »

Nous espérons qu'après l'étude complète que nous avons donnée du développement du périthèce dans trois genres différents de Gymnoascées, personne ne viendra plus désormais soutenir qu'une fécondation se produit entre la cellule centrale et l'ascogone ; nous avons accumulé les preuves, en suivant les noyaux pas à pas dans chaque organe et en montrant que les éléments nucléaires du trophogone sont encore *visibles et en même nombre, alors que l'ascogone est non seulement cloisonné, mais ramifié.*

La démonstration était nécessaire, car si ces organes ne sont plus fonctionnels, ici, au voisinage des *Dipodascus* et de l'*Eremascus*, il ne faut pas espérer qu'ils retrouveront plus loin leurs propriétés disparues.

Nous devons également relever une erreur de classification qui résulte des idées fausses que l'on se fait de l'asque et de son origine.

Ainsi, nous voyons Matruchot et Dassonville rapprocher les Endomycétées des Gymnoascées ; Miss Dale pense même qu'il serait bon de rechercher si des organes copulateurs semblables à ceux des Gymnoascées n'existeraient point chez ces Endomycétées avant la production des asques. C'est méconnaître complètement les caractères de l'évolution chez les Ascomycètes.

(1) Miss Dale : *loc. cit.*, p. 580.

D'une part, nous pensons qu'il est impossible de ne pas admettre que le trophogone et l'ascogone dérivent des gamétanges du *Dipodascus* et qu'ils en occupent la place. D'autre part, nous sommes certain qu'ils ne sont plus fonctionnels ; à ce fait correspond immédiatement un changement profond qui modifie le caractère de la fructification. Le trophogone n'a plus qu'un rôle nutritif et l'ascogone se ramifie en un gamétophore portant les diplogamètes et finalement les asques.

Nous allons rencontrer cette disposition partout et toujours ; nous verrons qu'aucune fécondation ne se produit plus actuellement entre les pseudogamétanges quand ils existent encore.

Pénicilliées.

Les Pénicilliées ont de nombreux caractères communs avec les *Gymnoascées* ; le développement du périthèce dans les *Penicillium* que nous allons décrire, rappelle, avec quelques modifications de détail, celui que nous connaissons déjà chez les *Ctenomyces*, *Amauroascus*, *Aphanoascus*.

Cependant le type *Penicillum* est assez nettement caractérisé par la forme de ses conidiophores ; il est aussi très souvent cité et très souvent étudié, parce que certaines espèces de *Penicillium* appartiennent aux moisissures les plus communes.

On a lieu d'être surpris que, dans ces conditions, le développement des espèces et la structure du thalle ne soient pas mieux connus.

D'après Costantin (1), le nombre des espèces décrites est de trente-huit ; ce nombre, depuis 1888, a augmenté dans des proportions notables. Malgré cela, on ne con-

(1) Costantin : *Les Mucédinées simples*, Paris, 1888.

naît l'existence de périthèces que chez trois ou quatre espèces (*Penicillium crustaceum*, *P. aureum*, *P. luteum*).

Brefeld a consacré une monographie à l'étude du *Penicillium crustaceum* (1) : il a suivi pas à pas les stades successifs de la formation des périthèces ; ceux-ci ont d'abord l'apparence de sclérotes ; ce n'est qu'après un certain temps de repos qu'ils donnent les asques. Zukal a aussi étudié cette espèce, et, comme Brefeld, il est d'avis que les deux rameaux spiralés qui apparaissent au début des sclérotes ne peuvent être considérés comme organes sexués (2). Zukal a donné la description d'une autre espèce, le *P. luteum* ; le périthèce s'y développe sans passer par un stade de repos. Il en est de même dans le *P. aureum* découvert par Van Tieghem (3).

Aucune de ces espèces n'a été étudiée au point de vue cytologique ; nous avons indiqué brièvement, il y a quelques années, le mode de formation des conidies dans le *Penicillium crustaceum* (4) ; nous attendions une occasion favorable d'envisager l'ensemble du développement.

Tandis que chez beaucoup de Champignons le sporophyte et le gamétophyte sont confondus en un seul thalle qui est alors un sporogamétophyte, il semble que chez les *Penicillium* sporophyte et gamétophyte soient nettement distincts. De nombreuses successions de sporophytes se produisent avant que le gamétophyte apparaisse. Comme ces sporophytes ne sont jamais exactement semblables, mais varient plus ou moins avec le milieu, on a en réalité une formule de ce genre.

(1) Brefeld : *Bot. Unters., loc cit.* II Heft, Leipzig, 1874.

(2) Zukal : *Ueber Cultur der Askenfr. von Penicillium crustaceum* (K. K. zool. bot. Gesells. in Wien, 1887).

(3) Van Tieghem : *Sur le développement de quelques Ascomycètes* (Bull. Soc. bot. de France, V. 24, 1877, p. 158).

(4) P.-A. Dangeard : *Du rôle de l'histologie dans la classification des spores* (Le Botaniste, 5e série, p. 314-317).

Sporophyte A, Sporophyte B, Sporophyte C.....
+ Gamétophyte, Œuf, Sporogone.

Il se produit à la fois une succession et une alternance de végétations du sporophyte ; on pourrait croire que certaines de ces végétations ne sont plus à l'heure actuelle capables de reproduire le gamétophyte de l'espèce à laquelle elles appartiennent ; on est aussi fondé à croire qu'un certain nombre des espèces qui ont été décrites ne sont que des végétations d'espèces polymorphes.

Une autre observation qui a son utilité est de ne pas considérer les *Penicillium* comme occupant un niveau très élevé dans la série phylogénétique qui se détache des Gamétangiées. Nous avons plutôt une série de rameaux tous de parenté rapprochée et se distinguant seulement par des caractères secondaires comme les Gymnoascées, Pénicilliées, Aspergillées, Monascées.

Ce fait nous explique que les nombreux genres qui appartiennent à ces divers groupes se rapprochent plus ou moins des formes ancestrales, les uns par leurs conidiophores, les autres par leurs pseudogamétanges ; nous expliquons de cette manière le retour encore possible du conidiophore des *Penicillium* vers la forme sporange et l'existence, dans ce genre, d'une communication directe entre trophogone et ascogone alors qu'elle manque chez les Gymnoascées.

Nous exposerons tout d'abord nos observations sur un *Penicillium* qui vit sur la Levure abandonnée à l'air ; il s'agit très vraisemblablement d'une des formes du *Penicillium crustaceum.*

1° *Penicillium crustaceum* Link.

Lorsque nous abandonnons à l'air libre dans des flacons la Levure de bière qui nous a servi à composer des milieux nutritifs, cette Levure se recouvre au bout d'une

quinzaine de jours d'une croûte blanche qui devient ensuite jaunâtre ou bleuâtre ; elle appartient à un *Penicillium* ; celui-ci ne manque pas d'envahir les mouches qui tombent dans le flacon ; il forme à leur surface une sorte de mousse.

En examinant cette mousse, nous fûmes tout surpris de trouver de nombreux renflements semblables à des sporanges, isolés ou disposés en chaînes. L'aspect rappelait celui de l'*Entomophthora radicans* décrit par Brefeld sur des chenilles. En examinant avec soin ces formations nous avons retrouvé tous les passages entre ces renflements et les conidiophores ordinaires du *Penicillium*. Certains de ces renflements sont exactement sphériques et isolés ; ils possèdent une vingtaine de noyaux (Pl. XIV, fig. 6) ; d'autres renflements sont plus ou moins irréguliers et groupés au nombre de deux, trois, quatre ou davantage (Pl. XIV, fig. 4, 5, 8) ; quelques-uns montrent à leur surface des protubérances qui peuvent s'allonger en rameaux courts et irréguliers ; le nombre des éléments nucléaires diminue avec la grosseur ; on arrive finalement aux articles ordinaires uniclées d'un conidiophore normal.

Les semis nous ont donné des cultures avec thalle et conidiophores rappelant le type du *P. crustaceum*.

Si la culture est vigoureuse, on observe de gros filaments qui peuvent se mettre en relation par des anastomoses ; les articles renferment de trois à cinq noyaux, quelquefois davantage ; le cytoplasme de ces articles contient soit deux vacuoles, soit une seule, qui est alors très grande (Pl. XIV, fig. 2-3).

En arrivant aux rameaux qui forment la tête du conidiophore, on constate que les articles ne possèdent plus qu'un noyau qui occupe généralement la partie centrale de la cellule (Pl. XIV, fig. 1, 9).

Les articles qui bourgeonnent les conidies et jouent

ainsi le rôle de cellules-mères n'ont également qu'un noyau dans un cytoplasme dense, homogène et légèrement chromatique.

Chaque conidie se forme comme un bourgeon de Levure ; elle reçoit de la cellule-mère un noyau ; l'autre reste dans la cellule-mère ; celui-ci va continuer à se diviser à chaque production de nouveau bourgeon ; les conidies de nouvelle formation repoussent ainsi continuellement les anciennes.

Nous avons aperçu plusieurs fois le noyau de la cellule-mère en division, mais sans pouvoir en préciser les détails. Quelquefois les renflements sont disposés de telle façon qu'ils simulent la tête d'un *Aspergillus* ou d'un *Sterigymatocystis* (Pl. XV, fig. 12, 15) ; les cellules-mères terminales bourgeonnent des conidies ordinaires.

Nous avons rencontré également de ces cellules-mères qui, au lieu de bourgeonner, s'étaient renflées en sortes de chlamydospore à protoplasma dense et à membrane épaisse double (Pl. XV, fig. 13).

En résumé, la structure est plurinucléée dans le thalle ; elle devient uninucléée dans le conidiophore ; on peut, en certaines circonstances, observer une sorte de retour du conidiophore à la forme ancestrale du sporange, et par suite à la structure plurinucléée.

Nous signalerons ici, d'après d'anciennes notes, quelques observations faites autrefois par nous sur une espèce de *Penicillium* développé sur des rillettes et ensemencé ensuite sur divers milieux ; il s'agissait peut-être aussi du *Penicillium crustaceum*, si nous en jugeons par la forme des conidiophores ordinaires.

Dans des cultures âgées de cette espèce, nous avons obtenu autrefois des formes très singulières qui attirèrent notre attention ; les filaments du thalle s'associaient en cordons plus ou moins gros, analogues à des rhizo-

morphes ; ces cordons portaient de nombreux rameaux terminés par des chaînes de spores plus grosses que les conidies ordinaires (Pl. XV, fig. 11).

L'étude histologique nous montra que ces spores possédaient de trois à cinq noyaux ; nous avions affaire à des oïdies ; celles-ci avaient un protoplasma presque homogène et dense ; elles renfermaient de trois à cinq noyaux (Pl. XV, fig. 5-10).

Nous avons vainement essayé jusqu'ici d'obtenir les périthèces du *Penicillium crustaceum*, malgré les cultures en masses faites sur du pain avec végétation étouffée, suivant le procédé indiqué par Brefeld ; mais nous avons eu la chance de rencontrer une espèce qui forme continuellement des périthèces, ce qui nous a permis d'étudier à loisir ces formations. On sait que les observations de Brefeld et celles de Zukal sont loin d'être concordantes en ce qui concerne le développement du périthèce ; il était utile de les reprendre ; mais nous allons voir qu'un intérêt beaucoup plus grand s'attachait à l'étude de cette nouvelle espèce que nous désignerons, à cause de l'aspect de ses périthèces, sous le nom de *Penicillium vermiculatum* sp. nov.

2° *Penicillium vermiculatum* Dang.

Cette espèce s'est développée spontanément sans que nous sachions d'où elle venait, sur nos cultures de Champignons ; l'aspect jaune de son thalle, la rapidité avec laquelle elle donne des périthèces, devaient forcément attirer notre attention. Mais nous devons avouer que pendant fort longtemps nous l'avons considérée comme faisant partie d'un genre nouveau ; nous trouvions bien parfois des conidiophores de *Penicillium* dans le thalle sexué, mais nous pensions qu'il s'agissait d'impuretés. Nous avons dû ensemencer de nombreuses générations de

spores avant d'arriver à la certitude qu'il s'agissait bien d'un *Penicillium*.

Nous étions retenu d'ailleurs par une autre considération ; connaissant depuis longtemps la structure plurinucléée du thalle dans le *Penicillium crustaceum*, nous étions surpris de voir qu'ici les articles ne renferment ordinairement qu'un noyau.

Il a fallu cependant se rendre à l'évidence ; nous avions affaire à une espèce de *Penicillium* remarquable par la réduction du nombre des végétations du sporophyte, par la manière d'être des gamétophytes et aussi par la structure générale du thalle.

Cette espèce se développe rapidement sur tous les milieux nutritifs ordinairement employés dans les laboratoires ; son mycélium rayonne à partir du point d'ensemencement, et au bout de huit jours, on a des périthèces à tous les stades du développement ; les plus jeunes à la périphérie, les plus âgés au centre.

Sur *pomme de terre*, le mycélium est d'abord incolore, il forme un mince feutrage superficiel ; et prend peu à peu une teinte jaunâtre qui passe à la couleur jaune soufre : le mycélium se développe également bien dans le liquide de cuisson de la pomme de terre qui se trouve au fond du tube d'ensemencement ; dans les cultures âgées, les périthèces prennent une teinte rougeâtre.

Sur carotte, le feutrage se colore assez vite en jaune et les périthèces sont abondants ; le liquide occupant le fond du tube est particulièrement favorable au développement de cette espèce ; il s'y forme un feutrage épais de belle couleur jaune d'or.

Ce Champignon se cultive avec autant de succès sur agar-agar nutritif en tubes ou sur plaques de Piétri. Nous avons utilisé ces dernières afin d'avoir toujours sous la main une grande quantité de matériaux. Le mycélium est rayonnant, floconneux, jaune ; le centre de la culture

prend une coloration rougeâtre, due surtout à la présence de nombreux périthèces âgés; ceux-ci sont d'autant plus jeunes qu'on s'approche de la périphérie de la culture. Le feutrage s'enlève facilement en raclant légèrement la surface de l'agar; son peu d'adhérence avec le milieu nutritif montre que les filaments du mycélium restent superficiels.

Nos cultures étaient faites dans une étuve de Roux, à la température de 25°, qui semble convenir particulièrement à ce Champignon. Quand on enlève le mycélium en raclant la surface de l'agar, on s'aperçoit qu'il est imprégné d'eau; nous pensons que cette eau provient de l'agar et se trouve arrêtée et condensée par le feutrage mycélien; il peut s'y joindre de l'eau provenant de la transpiration même du Champignon.

Le *mycélium* est constitué par des filaments de grosseur variable; le diamètre reste toujours assez faible, puisqu'il ne dépasse pas 5-6 μ; les plus fins rhizoïdes ont 1 μ environ (Pl. XVI, fig. 1-2).

Ces filaments sont cloisonnés en articles à un seul noyau; les plus gros s'étendent en ligne droite sur une grande longueur dans le sens de croissance de la culture; ils fournissent à droite et à gauche des branches souvent très fines qui se ramifient elles-mêmes à leur tour; ces ramifications s'entre-croisent et contractent ensemble de nombreuses anastomoses (Pl. XVII, fig. 10, 11).

Dans les gros filaments le cytoplasme des articles a une structure réticulaire et le noyau occupe le centre; ce noyau n'est guère visible que grâce à son nucléole; on peut toutefois s'assurer qu'il comprend une membrane nucléaire et du hyaloplasme en dehors du nucléole.

Dans les filaments plus petits, le protoplasma est homogène ou finement granuleux par place; le noyau occupe tout le diamètre; il s'allonge même en bâtonnet dans les plus petites ramifications.

Tous les articles d'un filament peuvent donner naissance à un nouveau rameau ; celui-ci prend naissance soit au milieu de l'article, soit au voisinage des cloisons ; sa formation est nécessairement précédée de la division du noyau de la cellule-mère ; tandis que l'un des noyaux reste dans l'article, l'autre s'engage dans le rameau qui s'isole alors par une cloison basilaire.

Les anastomoses sont très fréquentes ; deux filaments parallèles ou rapprochés mettent en communication directe un ou plusieurs de leurs articles ; l'anastomose est due à ce que l'un des articles développe un rameau qui vient au contact d'un autre article par son sommet ; les membranes se résorbent au point de contact et la communication s'établit ; ordinairement les noyaux de chaque article restent dans leur compartiment respectif ; mais il arrive aussi que l'un d'eux passe par le canal dans le second article qui devient alors binucléé ; on ne constate jamais dans ces conditions aucune fusion nucléaire.

Grâce à ces anastomoses, les diverses parties du mycélium se rendent solidaires au point de vue de la nutrition, et les nombreux périthèces qui se développent reçoivent leur nourriture non seulement du filament qui les porte, mais du réseau mycélien qui se trouve au voisinage.

De toutes les espèces d'Ascomycètes que nous avons étudiées, celle-ci est l'une de celles qui offrent le plus grand nombre d'anastomoses dans ses hyphes végétatives.

Nous avons vu que des anastomoses du même genre existent dans le *Penicillium crustaceum*.

Dans cette espèce, il arrive fréquemment que les cultures ne donnent que des périthèces ; elles sont alors de couleur jaune ; parfois les conidiophores sont en nombre assez faible pour ne pas changer la coloration générale. Mais quand les conidiophores sont assez nombreux, ils modifient la teinte et leur présence s'accuse par un reflet bleu cendré qui est d'ailleurs susceptible de varier.

Les conidiophores n'ont jamais présenté dans nos cultures le caractère de vigueur que l'on observe dans d'autres espèces ; ils ont l'aspect grêle ; le nombre des rameaux à conidies n'était jamais très élevé ; parfois il se trouvait réduit à trois ou quatre (Pl. XVIII, fig. 1) ; les conidies ont un contour elliptique ; elles ont une membrane épaisse, légèrement échinucléée, de couleur brune ; elles peuvent rester réunies en chaînettes ; mais d'ordinaire elles sont *peu adhérentes* ; leur dimension est de 2 à 3 μ.

Le mycélium qui porte les conidiophores est constitué par des articles qui ne possèdent qu'un seul noyau comme ceux du gamétophyte ; nous avons noté que les conidiophores ont un pédicelle qui reste court ordinairement et n'est formé que de deux ou trois articles (Pl. XVI, fig. 2).

Il nous a paru que la formation des conidies dans cette espèce avait lieu de préférence à la température ordinaire, alors que la température de l'étuve favorisait au contraire le développement du gamétophyte.

Nous constatons en somme que dans ce *Penicillium*, contrairement à ce qui a lieu dans les autres espèces du même genre, le sporophyte tend à disparaître au profit du gamétophyte ; quelque chose de semblable s'est produit pour le *Dipodascus*, l'*Eremascus*, l'*Amauroascus verrucosus*, etc.

Ce Champignon permet de suivre facilement les divers stades de la reproduction sexuelle ; les périthèces se forment dans toutes les cultures par milliers ; en partant de la circonférence et en s'avançant vers le centre, on obtient d'abord les premiers états du développement, ensuite tous les intermédiaires jusqu'au fruit mûr.

On ne saurait avoir, dans les Laboratoires, de meilleur exemple pour l'étude de la formation du périthèce chez les Ascomycètes inférieurs ; il n'en existe pas de meilleur également pour montrer comment on passe des Gamé-

tangiées aux Diplogamétées. Avec un peu d'habitude et la pratique des méthodes histologiques, chacun peut s'assurer qu'il n'existe aucune fusion nucléaire à l'origine du périthèce ; c'est là un résultat qui n'est pas à dédaigner, après le désarroi causé dans la plupart des milieux scientifiques par les affirmations du professeur Harper.

Nous avons utilisé comme réactifs fixateurs le liquide de Maerkel et celui de Flemming, lorsque nous devions employer ensuite la triple coloration à la fuchsine, au violet de gentiane et à l'orange B ; nous employions l'alcool absolu dans le cas où nous désirions colorer plus tard à l'hématoxyline.

Les deux méthodes se complètent utilement ; les inclusions à la paraffine n'ont aucune utilité lorsqu'il s'agit d'observer les débuts du périthèce ; elles sont au contraire indispensables pour étudier les périthèces mûrs.

A l'origine de chaque périthèce on rencontre toujours deux rameaux copulateurs ; ce sont les ascogones qui se montrent d'abord ; ils sont situés sur les gros filaments du thalle et débutent comme les branches ordinaires ; mais ces rameaux n'ont en général qu'un seul article qui est claviforme (Pl. XVII, fig. 1). L'ascogone jeune ne renferme d'abord qu'un noyau comme les autres cellules du thalle (Pl. XVII, fig. 2) ; son protoplasma est abondant, finement granuleux, et assez sensible aux réactifs colorants ; c'est même cette propriété qui permet de distinguer les jeunes ascogones dans le feutrage mycélien du Champignon ; ces organes s'allongent rapidement et augmentent de diamètre. Cette croissance est accompagnée par une multiplication active des noyaux qui s'espacent d'abord sur une seule rangée au nombre de huit ou seize (Pl. XVII, fig. 5-6).

C'est pendant les premières bipartitions du noyau qu'apparait le second rameau ; nous ne l'avons jamais rencontré sur des ascogones à un seul noyau.

Ordinairement, les trophogones ne naissent pas sur les mêmes filaments mycéliens que les ascogones ; ils sont portés sur des hyphes à diamètre plus petit ; malgré les difficultés de cette recherche, il est parfois possible de suivre séparément sur un assez long trajet les filaments qui portent les ascogones et ceux qui fournissent les trophogones ; quant à dire d'une manière certaine s'il s'agit de deux thalles distincts, il n'y faut pas songer ; nous devons d'ailleurs à la vérité d'ajouter que plusieurs fois il nous a paru que le pollinode prenait naissance sur le même filament que l'ascogone (Pl. XVI, fig. 4).

En nous reportant à la description du *Dipodascus*, nous voyons que ces faits n'ont qu'une importance assez faible, puisque dans ce dernier genre les rameaux copulateurs sont indifféremment fournis par une même branche ou par des thalles distincts.

Quoi qu'il en soit, une branche très grêle, développée latéralement sur un filament, s'enroule sur l'ascogone à partir de sa base et décrit un ou plusieurs tours de spire ; il se forme une cloison, à quelque distance de son extrémité, délimitant une cellule terminale renflée qui ne possède dès le début qu'un seul noyau ; au-dessous de la cloison, on aperçoit parfois le noyau de l'article inférieur (Pl. XVIII, fig. 2-9).

L'ascogone à ce moment s'est beaucoup allongé ; ordinairement il reste simple ; quelquefois cependant il se bifurque soit vers la base, soit au voisinage du sommet ; il est droit ou recourbé en crosse ; le nombre des noyaux s'est élevé ; il est de 32 à 64 au maximum ; ces éléments sont distribués irrégulièrement sur un ou deux rangs dans un protoplasma chromatique et de structure granuleuse (Pl. XVI à Pl. XVIII).

La cellule terminale du trophogone qui, jusqu'ici, était restée complètement indépendante, contracte à ce moment

à son sommet une anastomose avec l'ascogone ; la perforation est très nette, et par ce petit canal le protoplasme est mis en communication directe avec celui de l'ascogone.

On pourrait croire qu'une fécondation va s'ensuivre ; la chose semblerait toute naturelle ; il n'en est pourtant rien : nous affirmons avec la certitude la plus complète l'absence d'une fusion nucléaire.

Il est d'ailleurs facile de s'en assurer ; au moment où la communication s'établit avec l'ascogone, celui-ci a souvent déjà commencé à se cloisonner : *les articles à nombreux noyaux mis ainsi à l'abri de toute fécondation, n'en donnent pas moins comme les autres des hyphes ascogènes* ; mais la meilleure preuve qu'aucune fécondation nucléaire n'existe, c'est que le noyau du trophogone, après l'anastomose, continue d'être visible dans la cellule qui le contient pendant très longtemps et jusqu'au moment de la formation des hyphes ascogènes (Pl. XIX, fig. 1-10).

L'ascogone se cloisonne à partir du sommet ou simultanément en trois ou quatre articles contenant chacun huit ou dix noyaux ; puis un second cloisonnement intervient qui donne naissance à des articles isodiamétriques ; la plupart de ces derniers ont deux noyaux ; dans les autres, on n'en aperçoit qu'un ; le second est peut-être caché par le premier, mais nous ne voudrions pas l'affirmer (Pl. XIX, fig. 3-8).

Le noyau du trophogone continue d'être visible jusqu'à la fin de ce second cloisonnement ; il est relativement gros, vésiculeux ; son nucléoplasme est incolore, son nucléole se réduit à un point ; on assiste à une véritable dégénérescence sur place ; le cytoplasme clair fait place à un liquide incolore qui permet de saisir tous les détails de la structure nucléaire.

Dans un seul cas, nous avons vu deux noyaux à l'intérieur du trophogone.

Le trophogone est d'ordinaire appliqué étroitement sur

l'ascogone ; nous avons trouvé une fois sa cellule terminale rejetée sur le côté, soit naturellement, soit par suite d'un accident (Pl. XVIII, fig. 7).

Nous n'avons pas essayé de suivre la division des noyaux dans l'ascogone ; cela nous semble à peu près impossible, à cause de la petitesse de ces éléments. Il est bon de noter cependant que leur volume est supérieur à celui des noyaux du thalle ; le nucléole est très apparent et le nucléoplasme est chargé de chromatine (Pl. XVIII, fig. 7).

Pendant que l'ascogone se cloisonne en articles à deux noyaux, des hyphes très fines viennent s'enrouler et se ramifier autour de lui en l'enveloppant d'un feutrage dont l'épaisseur augmente progressivement. Il est presque impossible de fixer l'origine exacte de ces hyphes recouvrantes ; certaines proviennent du trophogone, les autres sont des ramifications des filaments qui supportent les ascogones.

On aperçoit encore parfois assez longtemps sous cette enveloppe l'anastomose du trophogone (Pl. XIX, fig. 10). on la retrouverait plus facilement si elle occupait une position fixe ; mais il existe à cet égard les plus grandes variations ; fréquemment cette anastomose se fait vers le premier tiers ou la moitié de l'ascogone, mais il est des exemples où elle a lieu non loin du sommet.

Pendant que l'ascogone se recouvre d'un manchon de filaments mycéliens entremêlés, il est le siège d'une prolifération active ; la plupart des articles entrent en division par des cloisons parallèles à l'axe ou légèrement obliques ; il se produit ainsi des ramifications latérales ayant elles-mêmes des articles binucléés ; nous pensons que les deux noyaux appartiennent à une lignée différente comme chez les Basidiomycètes ; mais quoique la chose soit à peu près certaine, la démonstration n'en est pas facile à donner, puisque les mitoses passent inaperçues par suite de la petitesse des noyaux (Pl. XIX, fig. 9-13).

Ces rameaux qui se développent ainsi sur l'ascogone sont ceux qui donneront les asques ; les articles binucléés qui les composent sont les diplogamètes ; l'origine différente de leurs noyaux copulateurs remonte aux noyaux de l'ascogone ; ils sont donc séparés par un nombre déjà respectable de bipartitions.

Tandis que le manchon protecteur du périthèce augmente d'épaisseur vers l'extérieur, ses filaments internes pénètrent entre les rameaux du gamétophore, les écartant les uns des autres, et les dissocient.

Les jeunes périthèces se présentent sous la forme de gros cordons irréguliers plongés dans un mycélium filamenteux ; on les confondrait facilement avec des sclérotes, si on ne connaissait leur mode de développement ; leur longueur et leur forme dépendent de l'ascogone qui leur a donné naissance ; ils sont isolés ou groupés selon que les ascogones étaient eux-mêmes dipersés ou rapprochés.

En approchant de la maturité, la forme des périthèces se modifie plus ou moins par suite de la ramification de l'ascogone et de la prolifération des filaments mycéliens de l'enveloppe vers le centre et autour des rameaux ; les périthèces ont alors un contour elliptique, rarement sphérique.

En déchirant l'enveloppe d'un périthèce mûr, on met en liberté une grande quantité de spores dont quelques-unes sont encore enfermées dans les asques ; elles sont incolores ; leur contour est elliptique et leur membrane est légèrement échinulée ; elles sont formées au nombre de huit dans chaque asque.

Mais si l'on veut avoir des détails plus complets, il faut avoir recours à l'inclusion dans la paraffine et aux sections en séries, obtenues avec l'aide d'un bon microtome.

Nous avons fait un assez grand nombre de préparations de ce genre et nous indiquerons les résultats que

nous avons obtenus ; ils ne font que confirmer, pour les premiers cloisonnements de l'ascogone, les détails que nous venons de donner (Pl. XX, fig. 1-3).

On ne saurait trouver une espèce plus favorable que celle-ci et mieux étudiée pour discuter les diverses théories relatives à la sexualité des Ascomycètes.

Tout d'abord se pose la question de l'homologie des organes. Ne doit-on voir dans la réunion et l'anastomose des deux rameaux copulateurs qu'un phénomène végétatif sans relation aucune avec la reproduction sexuelle, ainsi que l'admettent les partisans de Brefeld. Ou bien, en suivant les idées de de Bary, doit-on comparer l'ascogone et le pollinode avec l'oogone et l'anthéridie des Péronosporées ?

La réponse ne saurait être douteuse, surtout lorsqu'on se reporte un instant aux Gamétangiées ; les deux rameaux qui s'accouplent dans le *Penicillium* ressemblent à ceux de l'*Eremascus* et du *Dipodascus* ; ce n'est pas le hasard qui assure leur rencontre ; ils sont faits l'un pour l'autre ; on n'en rencontre pas d'isolés ; à chaque ascogone viendra, tôt ou tard, se joindre un pollinode qui marque ses affinités très nettement pour cet organe en s'enroulant autour de lui à la façon d'un serpent ; on a même l'impression que les pollinodes sont fournis par un thalle différent de celui qui porte les ascogones ; ces organes sont tout au moins produits par des portions différentes du thalle. L'ascogone attire le pollinode, comme l'oogone d'un *Saprolegnia* attire les branches d'une anthéridie ; il y a, disons le mot, affinité sexuelle, phénomène qui n'est pas sans analogie avec les phénomènes de parasitisme. L'anastomose qui se produit entre l'ascogone et le pollinode ne ressemble pas à celles que nous avons signalées entre les filaments mycéliens ordinaires ; sa présence est constante ; elle n'a lieu qu'à l'extrémité du pollinode et se produit toujours au contact, sans l'intermédiaire d'un

rameau court comme dans le mycélium ; par tous ces caractères, l'anastomose se rapproche de celles qui s'établissent entre les gamétanges ordinaires des Oomycètes et ceux des *Eremascus* et *Dipodascus*.

Pour toutes ces raisons, il nous semble complètement impossible de nier la parenté de l'ascogone et du pollinode du *Penicillium* avec les gamétanges ; cette conclusion doit s'étendre à tous les organes du même genre qui se rencontrent chez les Ascomycètes à l'origine du périthèce, alors même qu'ils ont perdu la plupart de leurs caractères primitifs.

Il faut donc sur ce point renoncer à l'opinion de Brefeld ; il y a homologie des organes ainsi que le soutenait de Bary.

Nous devons maintenant examiner si ces organes sont encore *fonctionnels* ; autrement dit, nous devons rechercher s'ils donnent encore naissance *directement à l'œuf*. Si la réponse est négative pour cette espèce, elle le sera *a fortiori* pour les autres Ascomycètes chez lesquels on n'observe même plus de communication directe entre les deux organes.

Or, les conditions dans lesquelles se présente le développement du *Penicillium* permettent de se prononcer sans aucune hésitation et avec une certitude complète.

A l'époque où de Bary publiait ses recherches, on ignorait encore les caractères de la fécondation ; mais à l'heure actuelle, personne n'admet l'existence d'une fécondation en dehors d'une fusion nucléaire.

Donc, puisque l'anastomose qui se produit chez notre espèce entre l'ascogone et le pollinode n'est pas suivie d'une copulation de noyaux, nous *sommes autorisé à affirmer que ces organes ne sont plus fonctionnels et que la formation de l'œuf n'a pas lieu à ce stade.*

La démonstration ici n'offre aucune difficulté pour un histologiste accoutumé à ces sortes de recherches.

L'ascogone se développant tout d'abord seul et isolé,

il est facile de suivre à son intérieur l'augmentation du nombre des noyaux.

Quand le trophogone se développe ensuite, avec sa cellule terminale à un seul noyau, nous avons avant toute anastomose, d'un côté, dans l'ascogone, un nombre de noyaux ordinairement supérieur à vingt, et de l'autre, dans le pollinode, un seul noyau; pour qu'il y eût formation d'un œuf, il faudrait que cet unique noyau passât dans l'ascogone et se fusionnât avec l'un des nombreux noyaux de ce dernier ; il serait nécessaire que ce noyau de copulation donnât par bipartitions successives les noyaux des hyphes ascogènes, alors que les autres noyaux seraient sacrifiés.

Il ne se produit rien de semblable : après comme avant l'anastomose, le *noyau du trophogone reste dans sa cellule* ; on l'y retrouve *après cloisonnement de l'ascogone en articles binucléés* ; on peut d'ailleurs s'assurer qu'il ne subit lui-même aucune division, car il est gros, et remplit tout le diamètre de la cellule ; sa membrane nucléaire est à double contour ; son contenu aqueux et son nucléole très distinct ; on peut d'autre côté suivre la répartition des nombreux noyaux de l'ascogone, par les deux cloisonnements successifs, dans leurs compartiments respectifs. La présence de deux noyaux dans le trophogone est tellement rare qu'elle ne saurait prêter à aucune confusion.

Contrairement à l'opinion de de Bary, la *formation de l'œuf n'a donc pas lieu à ce stade* ; *l'ascogone et le pollinode ne sont plus fonctionnels* : l'anastomose ne sert plus à assurer l'union des gamètes; c'est pourquoi, dans cette description, nous avons remplacé l'expression de pollinode par celle de trophogone, qui est plus en rapport avec le rôle actuel de cet organe.

Cette étude des *Penicillium* nous fournit des documents nouveaux pour l'histoire des Ascomycètes ; elle donne lieu également à un certain nombre de remarques intéressantes.

1° Tandis que le thalle des *Penicillium* est constitué en général par des articles à plusieurs noyaux, il est assez remarquable de trouver une espèce dans laquelle les cellules sont normalement uninucléées; il y a là l'objet d'un travail intéressant.

Nous voyons d'ailleurs que dans les espèces à nombreux noyaux, il s'effectue une réduction en approchant du conidiophore dont les articles et les cellules-mères ne possèdent plus qu'un élément nucléaire.

Dans le passage du conidiophore à la forme ancestrale du sporange, nous voyons ces cellules-mères et ces articles se confondre progressivement en des renflements où le nombre des énergides est de plus en plus élevé.

Ce genre n'a donc pas encore, semble-t-il, ses caractères bien fixés ; sa structure tend vers l'indépendance des énergides dans tout le thalle ; mais il se produit encore quelquefois des retours en arrière.

Nous ne serions pas surpris que le milieu aquatique jouât un rôle dans ces dernières modifications ; les espèces de *Penicillium* ont en effet ceci de particulier, qu'elles se développent dans les milieux liquides et dans les milieux solides ; or ce sont les formes primitives qui étaient aquatiques ; la possibilité de vivre dans l'air est une adaptation ; c'est dans cette direction que l'on pourrait tenter une étude des modifications de la structure du thalle et des fructifications dans l'ensemble des espèces.

La présence d'oïdies nous semble devoir aussi attirer l'attention ; voici pourquoi :

Dans le groupe des Aspergillées, nous avons découvert que si la plupart des espèces ont des cellules-mères qui fournissent des conidies à une seule énergide, il en est une autre dans laquelle ces cellules-mères produisent des conidies à plusieurs noyaux ; c'est l'*Eurotium herbariorum*.

Or ces chainettes de conidies à plusieurs noyaux res-

semblent tout à fait à des oïdies ; elles en diffèrent seulement par leur mode de formation au moyen d'une cellule-mère, alors que les oïdies résultent d'une fragmentation du thalle.

On comprend qu'il puisse exister des cas intermédiaires, et c'est précisément ce qu'il faudrait rechercher dans ces *Penicillium*, la parenté des Penicilliées et des Aspergillées ne pouvant être mise en doute.

Cette parenté est telle d'ailleurs que plusieurs fois il nous est arrivé de cultiver sous le nom de *Penicillium* des formes qui n'étaient autres que des *Sterigmatocystis*.

Des transformations analogues dues aux mêmes conditions défavorables du milieu sous le rapport de la nutrition ont été figurées par Zopf dans le *Sterigmatocystis sulfurea* (1).

La connaissance complète que nous avons maintenant du *Penicillium vermiculatum* permet d'interpréter facilement les données fournies par Brefeld sur l'origine du périthèce dans le *Penicillium crustaceum* (2).

Nous ne pouvons que rendre hommage à l'exactitude des faits décrits par Brefeld, et s'il n'a pas su toujours les interpréter exactement, la faute n'en est pas à lui, mais à son temps.

Le périthèce débute comme dans le *Penicillium vermiculatum* par deux filaments dont l'un joue le rôle d'ascogone, alors que le second est stérile ; ces deux filaments, d'après les figures de Brefeld, ne présentent pas entre eux une différence aussi marquée que dans notre espèce ; à cet égard, ils semblent se rapprocher davantage des pseudogamétanges des *Ctenomyces* ; c'est un point à vérifier.

Dans le reste du développement, nous n'avons à signaler que l'épaississement des membranes des périthèces et le stade de repos qui a fait considérer ces organes comme

(1) Zopf : *Die Pilze*, *loc. cit.*, p. 313.
(2) Brefeld : *Bot. Unters.*, *loc. cit.*, II Heft, Leipzig, 1874.

des sclérotes ; nous avons rencontré une structure pareille dans des périthèces d'Aspergillées sans stade de repos ; nous pensons qu'il faut conserver le nom de sclérotes aux formes stériles et ne pas l'appliquer aux périthèces, alors même que ces derniers ne fructifient que tardivement.

Les figures de Brefeld nous montrent un cloisonnement des hyphes ascogogènes en articles isodiamétriques, une ramification fournissant des pelotons secondaires et des asques, ce que nous avons vu en somme chez toutes les espèces déjà étudiées ; la structure cytologique est vraisemblablement la même.

On sait que Zukal, dans ce même *Penicillium crustaceum*, a décrit des sclérotes formés d'éléments semblables et ayant même valeur (1) ; cet auteur a dû commettre une erreur, car la description de Brefeld est entièrement conforme à celle qui existe dans ce groupement des Gymnoascées, Pénicilliées et Aspergillées.

Il existe encore trois espèces dont on connait les périthèces : *P. insigne* Winter, *P. luteum* Zukal, *P. aureum* V. Tieghem.

Les deux dernières pourraient, à première vue, être confondues avec notre *P. vermiculatum* ; mais dans le *P. luteum* les périthèces sont sphériques (1).

Il ne saurait être question également d'identifier le *P. vermiculatum* avec l'espèce décrite par Van Tieghem (2). Dans le *P. aureum*, Van Tieghem signale au début du périthèce deux *rameaux semblables*, issus soit du même filament, soit de deux filaments différents qui s'enroulent en spirale l'un autour de l'autre, puis *cessent de s'allonger* après avoir fait environ deux tours ; d'après cette description, les ascogones et les trophogones, dans cette espèce,

(1) Zukal : *Ueber einige neue Pilz formen* (Berich. d. d. bot. Gesellsch. Bd. 8, 1890, p. 300).

(2) Van Tieghem : *Sur le développement de quelques Ascomycètes* (Bull. Soc. Botan. de France, t. XXIV, 1877, p. 158).

ressemblent aux organes de même nature vus par Brefeld dans le *Penicillium crustaceum*.

L'appareil que nous avons décrit dans le *Penicillium vermiculatum*, par les différences de grosseur et de structure que présentent l'ascogone et le trophogone, semble s'éloigner du type des autres espèces ; maintenant que nous possédons un exemple bien connu dans toutes ses parties, il sera facile de déterminer avec certitude la manière d'être et le rôle des pseudogamétanges chez les autres *Penicillium*.

ASPERGILLACÉES.

Les *Aspergillus* sont avec les *Penicillium* les moisissures les plus communes ; il n'est donc pas étonnant qu'ils aient donné lieu à de nombreux travaux ; on en trouve une liste complète dans la récente Monographie du Dr Wehmer (1).

Le genre *Aspergillus* est dû à Micheli et il s'appliquait aux formes conidiennes ; la forme périthèce avait été désignée par Link sous le nom d'*Eurotium*.

De Bary ayant montré que l'*Aspergillus glaucus* et l'*Eurotium herbariorum* appartenaient au cycle de développement d'une seule espèce, la désigne sous le nom d'*Eurotium Aspergillus glaucus* (2).

A partir de ce moment, quelques-uns vont faire rentrer tous les *Aspergillus* dans le genre *Eurotium* ; d'autres conserveront le genre *Aspergillus* ; certains essaieront d'établir une distinction entre les *Eurotium* et les *Aspergillus*.

Une découverte de Cramer va entrainer une autre complication dans la systématique ; cet habile observateur

(1) D. Wehmer : *Die Gattung Aspergillus* (Mémoire de la Société de physique et d'histoire naturelle de Genève, t. XXXIII, 2e Partie, n° 4).

(2) De Bary et Woronin : *Beiträge zur Morphol. und Physiologie der Pilze*, III.

remarque chez une espèce trouvée par lui dans l'oreille de l'homme une ramification des stérigmates ; il crée pour elle le genre *Sterigmatocystis* (1).

En 1877, paraissent presque simultanément les recherches de Van Tieghem et de Wilhelm.

Van Tieghem étudie à nouveau le *Sterigmatocystis antatustica* de Cramer, qu'il désigne sous le nom de *S. nigra*, et il décrit dans cette section sept espèces nouvelles (2) ; malheureusement leurs diagnoses sont si incomplètes qu'aucune d'elles n'a trouvé place dans la classification. La chose est d'autant plus regrettable que Van Tieghem décrivait pour l'une de ces espèces, le *S. purpurea*, un périthèce en forme de *sclérote* qui se développait comme le périthèce de l'*Eurotium* au moyen d'un carpogone ; les asques sont formés après une période de repos.

Van Tieghem groupait toutes ses espèces sous le nom d'*Eurotium*, et il établissait deux sections, l'une comprenant les espèces à stérigmate simple de la section *Aspergillus*, l'autre renfermant les espèces à stérigmate ramifié de la section *Sterigmatocystis*.

Wilhelm, de son côté (3), distinguait les *Eurotium* des *Aspergillus*, en ce que les espèces dans ce dernier genre possédaient des sclérotes, alors que dans le premier, les périthèces ont une paroi mince et se développent sans intervalle de repos ; il avait réussi à obtenir ces sclérotes dans l'*Aspergillus flavus*, l'*A. niger* et l'*A. ochraceus*. Chez cette dernière espèce, le sclérote, selon Wilhelm, résulte de l'enchevêtrement et de la soudure d'éléments mycéliens de même valeur. Brefeld, étudiant le sclérote de

(1) Cramer : *Ueber eine neue Fadenpilzgattung Sterigmatocystis* (Vierteljahr. d. Naturf. Gesell. zu Zurich, 1859, p. 325).

(2) Van Tieghem : *Sur le développement de quelques Ascomycètes* (Bull. Soc. bot. de France, t. XXIV, p. 96, 203).

(3) Wilhelm : *Beiträge zur Kenntniss des Pilzgattung Aspergillus*, avril 1877.

l'*Aspergillus niger* (*Sterigmatocystis nigra*), arrivait aux mêmes conclusions et se trouvait dans l'impossibilité de distinguer l'ascogone des filaments recouvrants (1). Aucun de ces deux observateurs n'avait réussi à obtenir la germination de ces sclérotes en asques et spores.

Wilhelm séparait les deux genres *Eurotium* et *Aspergillus* ; mais il se refusait à admettre le genre *Sterigmatocystis* ; il se bornait à établir deux sections dans les *Aspergillus*, selon que les stérigmates étaient simples ou ramifiés.

Eidam décrit en 1883 une espèce remarquable dont le fruit possède des caractères qui le rapprochent à la fois du périthèce des *Eurotium* et des sclérotes des *Aspergillus* ; les stérigmates y sont ramifiés. Ce dernier caractère a pour Eidam une valeur générique, à cause de sa constance et de sa fixité ; un stérigmate simple n'est jamais, pour une espèce donnée, remplacé par un stérigmate ramifié, et l'inverse est également vrai. En conséquence, il décrit son espèce sous le nom de *Sterigmatocystis nidulans* (2).

Chaque auteur suit maintenant ses préférences ; ainsi Saccardo, Schrœter, conservent les deux seuls genres *Aspergillus*, *Sterigmatocystis*, tandis que Winter (3) répartit les espèces dans les genres *Eurotium* et *Aspergillus*, subdivisant celui-ci en deux sections : I. *Sterigmatocystis* ; II. *Euaspergillus*.

Wehmer, dans sa récente monographie, n'admet plus qu'un seul genre *Aspergillus* ; on ne saurait, d'après lui, conserver le genre *Sterigmatocystis*, car chez certaines espèces, comme l'*A. candidus*, *A. Ostianus*, *A. spurius*, *A. ochraceus*, on rencontrerait à la fois des stérigmates

(1) Brefeld : *Bot. Zeit.*, 1876, p. 265.
(2) Eidam : *Zur Kennt. der Entw. bei den Ascomyceten* (Biol. der Pflanz d. F. Cohn. Bd. III, p. 392).
(3) Winter : *Rabenhorst, Krypt. Flora 2.* Ed. Bd. I, Leipzig, 1887.

simples et des stérigmates ramifiés ; ils sont, selon les cas, mélangés sur le même conidiophore ou situés sur des conidiophores différents ; ainsi, chez l'*A. candidus*, par exemple, les gros conidiophores ont des stérigmates ramifiés, alors qu'ils sont simples sur les plus petits conidiophores. Wehmer ajoute : « Es bleibt noch zu zeigen ob verzweigte Sterigmen nachträglich nicht direckt aus einfachen (nach bereits erfolgter Conidien bildung hervorgehen ») (1).

La division en *Eurotium* et *Aspergillus* ne peut plus se justifier uniquement d'après la présence de périthèces ou de sclérotes, car, même en faisant abstraction d'un très grand nombre d'espèces qui n'ont montré jusqu'ici que des conidiophores, on se trouve en présence de grandes difficultés ; le fruit n'offre pas moins de quatre aspects différents ; c'est un périthèce de couleur jaune, à paroi mince, sans autre enveloppe extérieure dans l'*A. glaucus* ; dans l'*A. Rehmii* le périthèce est aussi à paroi mince, mais sa couleur est sombre et il est entouré d'une enveloppe spéciale ; chez l'*A. nidulans*, l'enveloppe existe également, mais le périthèce ressemble à un sclérote ; enfin, dans l'*A. ochraceus*, l'*A. niger* et l'*A. flavus*, le périthèce est remplacé par un véritable sclérote stérile.

On comprend combien nous étions désireux de reprendre complètement l'étude des *Aspergillus* ; les belles recherches de de Bary sur le développement du périthèce laissaient complètement en dehors la question des noyaux ; les diverses manières d'être du périthèce, dans un même genre, constituaient une anomalie intéressante et inexpliquée ; rien n'était connu de la structure histologique de ces Champignons, ou à peu près

Nous avons, depuis plusieurs années, collectionné les espèces ; elles ont été cultivées sur divers milieux

(1) Dr Wehmer : *loc. cit.*, p. 35.

nutritifs et fixées à tous les stades de leur développement; notre attention s'est portée principalement sur le mode de formation des périthèces, mais nous n'avons pas négligé pour cela l'étude des conidiophores ; sur ce dernier point, nous avons même été assez heureux pour mettre en évidence quelques détails de structure entièrement nouveaux.

Si les auteurs récents n'admettent plus le genre *Eurotium*, c'est, nous l'avons vu, par suite de la difficulté de distinguer les périthèces des sclérotes ; or, nous avons constaté que les conidies sont plurinucléées dans ces *Eurotium*, alors que partout ailleurs elles n'ont qu'un seul noyau. Il devient alors possible de caractériser les *Eurotium*, non plus par leurs périthèces, mais par leurs conidies à plusieurs noyaux. Comme nous pensons que la ramification des conidies est d'autre part un bon caractère générique, nous maintenons le genre *Sterigmatocystis* et nous répartirons les espèces qui sont étudiées ici dans les trois genres *Eurotium*, *Aspergillus* et *Sterigmatocystis*, ainsi caractérisés :

Conidies plurinucléées.		*Eurotium.*
Conidies uninucléées	stérigmate simple . . .	*Aspergillus.*
	stérigmate ramifié . . .	*Sterigmatocystis.*

Genre *Eurotium.*

Ce genre renferme l'*E. herbariorum*, désignée par de Bary sous le nom d'E. *Aspergillus glaucus* (1) ; une seconde espèce est l'E. *repens* de Bary. Wehmer adopte pour la première le nom d'*Aspergillus glaucus*, tandis que la dernière est considérée par lui comme une simple forme ayant des dimensions plus petites dans toutes ses parties (2). De notre côté, il nous a été impossible

(1) De Bary et Woronin : *Beiträge zur Morp. und Phys. der Pilze*, III.
(2) Wehmer : *loc. cit.*, p. 65.

jusqu'ici de caractériser nettement les deux espèces : aussi imiterons-nous l'exemple de Wehmer en réunissant sous un même nom les formes rencontrées dans nos cultures ; l'essentiel est qu'il s'agit des formes dans lesquelles de Bary a décrit un développement si remarquable du périthèce.

Eurotium herbariorum Wigg.

Cette espèce est commune partout, sur les débris végétaux, sur les fruits, sur les objets en cuir, maintenus à l'humidité ; mais ces divers milieux ne se prêtent guère qu'à une abondante formation de conidies. Si l'on veut obtenir les périthèces en abondance, il est bon de se servir de pain pour ses ensemencements ; le pain noir reste un des meilleurs substratums. Nous avons eu également à nous louer des débris de tourteau de noix sous une forme encore assez riche en huile. Sur ces dernières cultures, le mycélium jaune à périthèces était vigoureux et nous avons pu en fixer une quantité suffisante pour obtenir tous les stades du développement. La fixation était faite à l'alcool absolu ou au liquide de Merkel ; nous employions ensuite la triple coloration de Flemming après action préalable du « chrombeize » si l'agent fixateur était l'alcool absolu. Nous avons essayé concurremment beaucoup d'autres réactifs colorants, mais sans grand succès ; les inclusions à la paraffine et les sections au microtome ont été employées chaque fois que la chose était nécessaire.

Nous allons examiner successivement le *mycélium*, les *conidiophores* et les *périthèces*.

Le *mycélium* forme un feutrage de filaments mycéliens ramifiés ; les articles, de longueur variable, sont plurinucléés ; on trouve de cinq à douze noyaux en moyenne ; ceux-ci ont une membrane nucléaire, un nucléole et un

réseau chromatique (Pl. XXI, fig. 1); le nucléole est assez souvent au contact même de la membrane nucléaire. Au milieu de chaque cloison on aperçoit parfois une sorte de petite tache chromatique qui marque la place de la perforation centrale si commune chez les Ascomycètes.

Les *conidiophores* sont très développés dans cette espèce; ils atteignent en longueur de 1 à 2 mm et un damètre de 15 μ environ. Le pédicelle renferme un protoplasma trabéculaire avec nombreux noyaux; ceux-ci sont souvent allongés dans le sens de la croissance, c'est-à-dire suivant l'axe (Pl. XXI, fig. 1, 3, 4). Le pédicelle se renfle à son extrémité; le protoplasma s'y accumule en une couche pariétale épaisse et dense, contenant les noyaux; elle entoure une grande vacuole centrale avec trabécules chromatiques dessinant un réseau à grandes mailles; la vacuole peut se continuer dans le pédicelle (Pl. XXI, fig. 5, 6); elle peut aussi manquer dans les plus petits renflements; ceux-ci ont un diamètre à peine supérieur à celui du pédicelle; les plus gros mesurent jusqu'à 100 μ et davantage. Le renflement conidifère est ordinairement sphérique, quelquefois ovale; il se continue progressivement avec le pédicelle; cette vésicule se recouvre de bourgeons allongés, d'une longueur de 10 à 14 μ sur 5 à 6 μ de largeur; ils restent en communication par un petit canal avec le protoplasma de l'ampoule; ce sont les stérigmates qui, dans cette espèce, restent simples; ils renferment de trois à six noyaux. Ces stérigmates se terminent en une pointe conique; c'est cette pointe qui se renfle en une conidie de contour ordinairement elliptique dont les dimensions sont la 1/2 ou les 2/3 de celles du stérigmate; cette conidie renferme trois ou quatre noyaux; au moment où elle est constituée, une cloison la sépare du stérigmate. Une seconde conidie est formée de la même manière aux dépens du stérigmate; elle repousse la première et

10

ainsi de suite ; c'est le stérigmate qui joue le rôle de cellule-mère, et c'est à son intérieur que les noyaux se divisent à chaque formation de conidies (Pl. XXI, fig. 5-8).

*Il résulte de cette description que les stérigmates et les conidies de l'*EUROTIUM REPENS *possèdent plusieurs noyaux.*

Nous avons fait au microtome de nombreuses sections d'ampoules avec leurs chaînettes de conidies ; on se rend compte qu'une partie seulement des noyaux passent dans les stérigmates lors de leur formation ; beaucoup restent dans le protoplasma de la vésicule, sans prendre aucune part directe à la naissance des conidies ; les stérigmates ont la valeur de rameaux par rapport à l'ampoule, et le canal de communication qui existe à la base de chacun d'eux n'est pas autre chose que l'équivalent de la ponctuation centrale qui réunit deux articles successifs à travers la cloison ; ces ponctuations ne servent qu'au transport des aliments, les noyaux n'y peuvent passer, une fois l'article constitué ; il en est de même des stérigmates qui ne reçoivent de l'ampoule que la nourriture nécessaire à leur prolifération.

La paroi des conidiophores est mince : les pédicelles sont incolores, alors que l'ampoule présente une couleur verte. Aussi, au moment de la formation des conidies, le thalle présente-t-il une teinte verte plus ou moins foncée.

Les conidies mûres ont une paroi épaisse, échinulée ; leur forme ordinairement elliptique et leurs grandes dimensions permettent de les reconnaitre facilement au milieu des spores appartenant à d'autres espèces (Pl. XXI, fig. 9). Longueur, 12-14 μ ; largeur, 6-8 μ.

Des nombreuses espèces que nous avons examinées, celle-ci devait retenir notre attention d'une façon toute spéciale.

Personne n'ignore, en effet, que c'est pour une bonne part sur l'étude de cette espèce que de Bary a édifié sa théorie ; tous les traités classiques, qu'ils soient favorables

ou non à cette théorie, reproduisent les figures données par le savant allemand.

De Bary qui, soit chez les *Erysiphe*, soit ailleurs, n'avait jamais réussi à observer une communication directe entre l'ascogone et le pollinode, croyait avoir aperçu cette anastomose dans les formes de cette espèce et en particulier dans celle qu'il distinguait sous le nom d'*E. repens*.

A l'origine du périthèce, selon de Bary, on rencontre un filament qui s'enroule à son extrémité en formant quatre ou cinq spirales; celles-ci se rapprochent les unes des autres de manière à limiter un espace cylindrique ou conique; pendant l'enroulement, le filament reste simple, puis il se divise en autant d'articles qu'il existe de spirales.

Nous avons examiné une grande quantité de jeunes périthèces ; le premier filament se détache d'un mycélium ordinaire dont les articles possèdent de nombreux noyaux (Pl. XXI, fig. 10); il comprend deux articles ou un plus grand nombre ; c'est l'article terminal, ordinairement très long, qui marque une tendance à l'enroulement. Le cytoplasme qui s'y trouve est dense et homogène ; on y compte une douzaine de noyaux. L'enroulement se produit à partir de l'extrémité en ordre centripète, et les quatre ou cinq tours de spire sont exactement appliqués les uns sur les autres (Pl. XXI, fig. 10-12); le nombre des noyaux est alors d'une vingtaine. Malgré les différences individuelles qui peuvent se présenter, on est autorisé à admettre, pensons-nous, qu'une division des noyaux a eu lieu dans l'ascogone pendant l'enroulement des spires.

Les rameaux recouvrants apparaissent dans la dernière phase de l'enroulement.

D'après de Bary, après le cloisonnement de l'archicarpe en quatre ou cinq cellules, deux ou trois fins rameaux partent de la spirale la plus inférieure, s'appliquent étroitement sur la surface de l'ascogone et se dirigent vers le sommet. L'un d'eux, en avance sur les autres, atteint

le premier le sommet de l'ascogone sur lequel il s'applique étroitement ; c'est alors qu'aurait lieu l'acte fécondateur tant cherché : « Zuweilen gelingt es deutlich zu sehen dass die Verbindung beider alsbald eine noch innigere wird, indem zwischen den Enden beider eine Copulation eintrit, eine Verschmelzung der protoplasmafuhrenden Innen raume durch Verschwinden eines circumpscripten membranstuckes. » Cependant, de Bary reste perplexe, et dans son *Traité des Champignons*, reproduisant cette description, il ne manque pas d'ajouter : « soweitdie Beobachtung eine sichere Aussage gestattet » (1). Ce qui contribue à entretenir cette incertitude, c'est que de Bary a vu parfois le premier rameau anthéridien s'introduire à l'intérieur de la spire au lieu de ramper à la surface, et que dans ce dernier cas il n'a pas vu de copulation.

Après avoir constaté dans le *Penicillium vermiculatum* l'existence d'une communication directe entre l'ascogone et le trophogone, nous aurions trouvé tout naturel qu'une anastomose du même genre existât dans les *Eurotium* qui sont proches parents des Pénicilliées ; après bien des recherches et des vérifications, nous pensons cependant que la perforation n'existe pas ; *nous croyons même que chez l'Eurotium, il n'existe plus de véritable trophogone.*

Nous remarquerons tout d'abord que les deux ou trois filaments recouvrants naissent de façon très variable sur le filament initial : en effet, nous les avons vus apparaître tantôt aux dépens de l'article terminal à une distance plus ou moins grande de sa cloison basilaire, tantôt l'un au-dessus et l'autre au-dessous de cette même cloison (Pl. XXI, fig. 11,12 ; Pl. XXII, fig. 1-7). Leur état de croissance ne correspond pas davantage avec l'état de l'ascogone ;

(1) De Bary : *Morph. und Phys. d. Pilze*, p. 219.

celui-ci, au moment où ils apparaissent, est encore continu, sans aucune cloison, ou bien il est déjà séparé en plusieurs articles. Cette dernière constatation, que nous avons déjà faite à propos des *Penicillium*, s'oppose à l'existence d'une fécondation nucléaire qui est impossible avec un ascogone cloisonné et dont les articles, de plus, possèdent plusieurs noyaux.

Quand l'un des rameaux est formé avant les autres et vient s'appliquer au sommet de la spire qu'il coiffe pour ainsi dire, on est évidemment tenté de l'assimiler au second rameau copulateur que nous avons rencontré jusqu'ici dans toutes les espèces de Diplogamétées décrites ; c'est aussi sur un cas de ce genre que de Bary a établi sa distinction du pollinode et qu'il a cru voir se former une communication de cet organe avec l'ascogone. Il nous a été absolument impossible d'obtenir une confirmation du fait, et nous ne croyons pas que la perforation existe réellement ; ce premier rameau contient quatre ou cinq noyaux ; il s'isole de bonne heure à la base par une cloison (Pl. XXII, fig. 3, 4, 5) : il est adhérent à la spire à partir du moment où il la rencontre, c'est-à-dire souvent dès le premier tour (Pl. XXII, fig. 5).

Les observations qui vont suivre montrent qu'il n'y a pas lieu de distinguer ce rameau des autres rameaux recouvrants.

Prenons d'abord les figures 1 et 2 Pl. XXII, qui représentent deux exemples analogues : l'ascogone est cloisonné en plusieurs articles qui renferment de trois à cinq noyaux ; l'extrémité de l'ascogone se prolonge en un article stérile ; on voit deux rameaux recouvrants situés à des niveaux différents : l'inférieur montre une cloison à la base ; le second cependant atteint le premier au sommet ; aucun d'eux ne semble tenir la place du véritable trophogone ou pollinode.

La figure 6 de la même planche donne lieu aux mêmes

remarques ; ici, nous avons deux rameaux ; l'un, inférieur, pénètre au centre de la spire ; le second, placé au-dessus, s'applique exactement à la surface de cette spire qu'il vient coiffer au sommet.

Dans ce cas, de Bary admet que le rameau intérieur doit être considéré comme le pollinode ; le second rameau est cependant disposé comme ceux des figures 3, 4, 5, qui dans l'hypothèse du savant allemand sont aussi des pollinodes.

Nous avons dans la figure 7 un autre aspect qui nous permet de constater un fait qui ressort également de la plupart des autres exemples, à savoir que le premier formé des deux filaments recouvrants est en général celui qui occupe la position la plus inférieure ; sauf exception (Pl. XXII, fig. 8), la ramification a donc lieu en ordre centrifuge.

Lorsqu'il existe un rameau dans l'axe même de la spire, ce qui est un cas assez fréquent, on pourrait, à la rigueur, soutenir qu'il s'agit d'un véritable trophogone ; on se trouverait en présence d'un cas semblable à celui des Gymnoascées où le trophogone se trouve entouré de bonne heure par les spires ou les ramifications de l'ascogone. Nous sommes disposé à admettre que, dans l'évolution, ce rameau est bien un vestige du trophogone, comme le trophogone est lui-même un vestige d'anthéridie ou d'oogone ; mais à ce niveau des *Eurotium*, le retour à l'état végétatif de cet organe est si prononcé qu'il devient inutile de le distinguer du second filament recouvrant. En effet, sa position n'a plus rien de fixe, et il prend part, comme un filament recouvrant ordinaire, à la ramification qui fournit la paroi du périthèce. Ce dernier caractère, qui est signalé également par de Bary, fournit le meilleur critérium pour distinguer un rameau végétatif ordinaire d'un trophogone. Nous avons vu précédemment que le trophogone est un article dans lequel le cytoplasme et les noyaux disparais-

sent progressivement par dégénérescence ; on n'y observe ni cloisonnement ni ramification ; le prétendu pollinode de l'*Eurotium* ne répond pas à ce caractère ; il représente un simple filament recouvrant, et il n'existe aucune raison de le distinguer des autres ; une distinction fondée sur l'ordre d'apparition, sur le degré de croissance, sur la position, serait d'ailleurs impossible.

En résumé, il n'existe pas certainement de fécondation à l'origine du périthèce de l'*Eurotium* ; elle est incompatible avec le cloisonnement parfois très précoce de l'ascogone : selon *toute probabilité*, il n'y a pas davantage de communication directe entre l'ascogone et le sommet du premier rameau : *enfin, ce rameau ne mérite plus le nom de trophogone, car il se cloisonne et se ramifie comme les autres filaments recouvrants.*

Poursuivons l'étude du périthèce ; tandis que les rameaux recouvrants fourniront l'enveloppe, l'ascogone va donner le gamétophore, les diplogamètes et les asques.

Les rameaux recouvrants, au nombre de deux ou trois, rarement de quatre (Pl. XXII, fig. 12), vont se ramifier ; ils étendent leurs ramifications sur toute la surface des spires et se cloisonnent en articles isodiamétriques qui augmentent de volume assez sensiblement ; ces rameaux, ainsi que les articles auxquels ils donnent naissance, sont plurinucléés. Lorsqu'un des rameaux occupe l'axe de la spire, il gagne rapidement le sommet et se joint aux autres filaments.

L'ascogone se trouve ainsi entouré d'une assise de grandes cellules cubiques renfermant chacune trois, quatre noyaux ou davantage ; les spires de l'ascogone ne sont plus exactement appliquées les unes sur les autres ; elles tendent à se dérouler ; on distingue plus facilement les articles résultant du premier cloisonnement déjà signalé ; leur volume a augmenté, et dans le cytoplasme homogène et dense, cinq ou six noyaux se

détachent nettement ; ils sont beaucoup plus gros que ceux qui se trouvent dans l'enveloppe (Pl. XXII, fig. 8-16).

Des changements vont maintenant se produire à peu près simultanément dans l'ascogone et dans la paroi ; l'ascogone subit un second cloisonnement qui le divise en articles binucléés (Pl. XXII, fig. 17).

Pendant ce temps, les cellules de la paroi du périthèce émettent vers l'intérieur des ramifications qui en s'entrelaçant constituent une paroi interne formée d'un nombre variable d'assises, deux ou trois généralement. Quelques-uns de ces rameaux se prolongent vers le centre du périthèce, écartent les spires de l'ascogone.

Dans quelques cas, les articles binucléés provenant du second cloisonnement de l'ascogone peuvent donner directement les asques ; c'est ainsi que nous interprétons les figures 1 et 5 (Pl. XXIII) ; les diplogamètes ont perdu plus ou moins leur arrangement en spirale par suite de la ramification provenant de la paroi ; dans la figure 5, la fusion des diplogamètes a transformé chaque article en un œuf à gros noyau qui augmente de volume rapidement ; la formation des ascospores, au nombre de huit dans chaque asque, ne va pas tarder à se produire ; il s'agit ici des périthèces les plus petits.

Pour les gros périthèces, il se produit une ramification des articles de l'ascogone ; ces articles fournissent des filaments ascogènes qui se comportent comme les pelotons secondaires des Gymnoascées et du *Penicillium vermiculatum*; la structure binucléée se maintient dans ces filaments dont les articles, au dernier cloisonnement, sont des diplogamètes (Pl. XXII, fig. 7, 8). La figure 8 montre ces diplogamètes, qui commencent à se dissocier : dans l'un d'eux la fusion des noyaux est opérée et l'œuf qui en résulte a augmenté de volume ; le noyau subit trois bipartitions et une spore s'organise autour de chaque noyau.

La grosseur des asques varie avec les échantillons ; quand le noyau de copulation est dans des conditions favorables à l'observation, on distingue dans son hyaloplasme des granulations chromatiques.

Nous pensons, sans pouvoir l'affirmer, que les mitoses s'y font comme dans les espèces d'Ascomycètes à noyau plus gros.

D'après de Bary, les asques proviendraient, dans l'*Eurotium*, des nombreux et courts rameaux qui occupent l'extrémité des hyphes ascogènes ; il nous a paru que les diplogamètes étaient disposés en série, comme chez les Gymnoascées ; les asques sont par conséquent, selon nous, intercalaires ou terminaux.

Le pseudo-parenchyme qui entoure les asques et dont nous connaissons l'origine se désorganise et se détruit au profit des spores ; il en est de même des assises internes de la paroi du périthèce ; celui-ci ne contient donc plus, finalement, que des asques et des spores qui sont entourées d'une assise unique de larges cellules aplaties tabulaires dont la surface externe est recouverte d'une substance jaune soluble dans l'alcool ; c'est cette substance qui donne aux périthèces l'apparence de nodules jaunes.

Les spores ont la forme de lentilles ; leur diamètre est de 8 à 10 μ en moyenne ; elles sont hérissées de petites épines ; à l'intérieur d'un cytoplasme dense se trouvent deux noyaux (Pl. XXIII, fig. 9).

Genre *Aspergillus*.

Dans le genre *Aspergillus*, les stérigmates sont simples et les conidies ne possèdent qu'un seul noyau ; sur trois espèces que nous avons cultivées, deux nous ont fourni, après de nombreuses cultures, la fructification ascosporée.

1° *Aspergillus flavus* Link.

Cette espèce se cultive facilement sur un grand nombre de milieux nutritifs les plus variés, mais elle forme rarement des périthèces. Ceux-ci n'ont été décrits jusqu'ici que par Wilhelm (1), qui les a considérés comme des sclérotes stériles, ayant l'aspect de petits tubercules arrondis à surface épineuse, à écorce brune constituée par quatre assises de cellules ou davantage à médulle de couleur rouge jaunâtre ; les cellules de l'écorce et celles de la médulle sont à paroi épaisse ; ces sclérotes atteignent comme taille 0, 7 mm. en diamètre.

Les cultures ont une teinte jaune mélangée de vert ; elles fournissent un abondant développement de conidiophores.

Le mycélium qui s'enfonce dans l'agar est formé de filaments ramifiés suivant un angle aigu ; les articles ont de dix à vingt noyaux ; le cytoplasme est dense aux extrémités et il montre quelques vacuoles (Pl. XXIV, fig. 1) ; çà et là se voient quelques anastomoses ; les noyaux ont la structure ordinaire.

Les conidiophores ont un pédicelle qui peut atteindre 1 mm ; l'ampoule a de 30 à 40 μ en moyenne ; elle est sphérique ou claviforme.

Le pédicelle des conidiophores contient de très nombreux noyaux, dans un protoplasma dense s'il s'agit de jeunes échantillons. Les stérigmates, d'une longueur de 20 μ environ, ne possèdent qu'un noyau ; ils se renflent à leur sommet en une sphère, pendant que le noyau se divise ; l'un de ces noyaux passe dans la sphère ; celle-ci s'isole alors par une cloison et devient une conidie ; d'autres conidies se forment de la même façon, repoussant les premières ; celles-ci épaississent leur membrane qui

(1) Wilhelm : *Beiträge zur kenntnis der Pilzg. Aspergillus*, 1877.

se cutinise et se recouvre de fines aspérités; au centre de ces conidies se trouve un noyau nucléole dans un protoplasme dense et homogène (Pl. XXIV, fig. 2)

Les stérigmates se montrent d'abord sur le renflement terminal comme des bourgeons sphériques qui restent en communication avec l'ampoule par un canal ; celui-ci reste nettement visible ; un noyau de l'ampoule passe dans chaque bourgeon et ceux-ci s'allongent pour prendre leur forme cylindro-conique définitive.

Nous avons observé de nombreuses anomalies chez ces conidiophores (Pl. XXIV, fig. 3-7) ; chez quelques-uns le pédicelle n'est nullement renflé et les stérigmates peu nombreux sont portés sur l'extrémité arrondie ; une forme plus remarquable nous conduit directement aux conidiophores des *Penicillium* (Pl. XXIV, fig. 5) ; le pédicelle porte trois ou quatre gros stérigmates seulement ; ceux-ci sont comme de vrais rameaux en *large communication* avec le pédicelle ; ils ont *une cloison basilaire* ; le noyau de la cellule-mère se divise à chaque formation de conidie ; les conidies étaient ici plus grosses qu'à l'ordinaire ; leur diamètre atteignait 8 et 9 μ, tandis qu'habituellement il ne dépasse guère 6 μ (Pl. XXIV, fig. 5, 8, 9).

Il n'est pas très rare de rencontrer sur le cuir, par exemple, des conidiophores à tête prolifère ; nous en figurons un dans lequel le renflement primaire supporte, au lieu de stérigmates, de nombreux conidiophores secondaires ; parmi ceux-ci, quelques-uns ont la structure normale ; les autres présentent diverses anomalies. Dans cet exemplaire, les noyaux se voyaient très bien avec leur membrane nucléaire, leur nucléole et quelques granulations chromatiques (Pl. XXIV, fig. 7).

Cette prolifération, qui recule assez loin la production des conidies, nous rappelle un peu ce qui s'est produit dans l'évolution de l'ascogone : celui-ci forme ses diplo-

gamètes tantôt sur les premières ramifications du gamétange ancestral, tantôt sur des ramifications d'ordre secondaire ou tertiaire ; par ce procédé, le nombre des gamètes se trouve augmenté dans des proportions considérables.

La *formation des périthèces* a pu être suivie en détail ; elle est nettement différente de celle que nous venons d'étudier dans les *Eurotium*.

Le mycélium qui donne les périthèces est coloré en jaune ; des filaments qui ont un diamètre de 4 μ environ portent quelquefois sur toutes leurs branches terminales des débuts de périthèces ; c'est dire l'abondance de ces formations. Le protoplasma se condense dans ces extrémités de rameaux abandonnant les parties anciennes (Pl. XXV, fig. 1-6).

Le filament cesse sa croissance terminale et il s'enroule en trois ou quatre tours de spire ; il n'existe aucune régularité dans la disposition et l'arrangement de ces spires ; tout ce que l'on peut dire, c'est que les plus jeunes sont recouvertes par les anciennes ; tandis que les deux ou trois spires terminales et internes ne montrent encore aucune trace de cloisonnement, la spire externe est déjà cloisonnée (Pl. XXV, fig. 2) ; ses articles donnent des rameaux en ordre centripète ; il en est de même des articles situés à la base du peloton ; toutes ces ramifications ne tardent pas à recouvrir les spires centrales d'une assise de pseudo-parenchyme ; les divers articles de ce pseudo-parenchyme sont plurinucléés.

Le peloton formé par les spires centrales représente l'ascogone, qui se cloisonne en trois ou quatre longs articles plurinucléés ; tout autour est le pseudo-parenchyme formé par les filaments recouvrants ; la ramification se continue en ordre centripète (Pl. XXVI, fig. 1, 2, 3); et le nombre des assises est finalement de quatre ou cinq (Pl. XXVI, fig. 4-7) ; la surface ne devient régulière quelorsque la dernière, la plus externe, est définitivement

constituée ; les cellules de cette écorce ont des membranes épaisses ; elles sont irrégulières, de grandeur différente ; on retrouve assez longtemps à leur intérieur des noyaux au nombre de deux à quatre (Pl. XXVI, fig. 6-7).

L'ascogone, pendant ce temps, a augmenté de diamètre ; il renferme un protoplasma dense et chromatique ; ses articles se sont cloisonnés en éléments isodiamétriques qui souvent perdent par pression réciproque leur groupement en spirale ; ces éléments ont chacun deux noyaux.

A cet état, les périthèces qui peuvent atteindre un diamètre de 0,7 mm. ou davantage peuvent être facilement confondus avec des sclérotes ; leur écorce épaisse est de couleur brune et la médulle constituée par l'ascogone a une teinte jaune rougeâtre. On s'explique donc très bien l'erreur de Wilhelm qui a pris ces formations pour des sclérotes.

Peu à peu, les cellules de l'écorce se trouvent séparées les unes des autres par des intervalles assez larges, comme si les membranes subissaient une sorte de gélification, et les asques apparaissent. On serait parfois tenté de croire que ces asques proviennent directement des articles binucléés de l'ascogone ; la chose n'est pas impossible ; mais il est probable, toutefois, que les diplogamètes résultent d'un bourgeonnement de ces articles.

Quoi qu'il en soit, on suit sur les sections de périthèces mûrs la fusion des deux noyaux dans chaque diplogamète ; le noyau unique de l'œuf grossit ; il possède un très gros nucléole. On rencontre ensuite des asques à deux, à quatre, à huit noyaux (Pl. XXVI, fig. 8).

Au moment où les spores se forment, l'asque est sphérique ; il a un diamètre de 10 μ environ ; cet asque donne naissance à huit spores aplaties en lentilles et binucléées ; l'épiplasme est peu abondant.

Les périthèces dont nous venons d'indiquer le mode de formation ne sont apparus que dans une de nos cul-

tures, avec de l'agar-agar comme milieu nutritif ; ils s'y trouvaient en quantité considérable ; la tendance du mycélium à fructifier se voit dans la figure 1, Pl. XXV, où le même filament supporte trois rameaux avec débuts de périthèce ; ceux-ci sont souvent terminaux ; mais ils peuvent également être intercalaires.

L'intérêt de ce développement ne se trouve pas dans le fait qu'il était jusqu'ici complètement inconnu ; nous constatons des différences sensibles avec la description qui nous a été fournie par l'*Eurotium*.

Ainsi, il serait complètement illusoire de chercher à établir l'existence d'un trophogone dans cette espèce ; les exemples représentés figures 2, 3, 7 Pl. XXV, sont ceux qui se rapprochent le plus de la disposition offerte par l'*Eurotium* ; mais à côté de ceux-là, il en existe des milliers d'autres où l'arrangement et la disposition des filaments recouvrants est quelconque.

La formation de la paroi n'a pas lieu ici en ordre centripète comme chez l'*Eurotium* ; les diverses assises constituées par les filaments recouvrants et leurs ramifications s'ajoutent en ordre centrifuge (Pl. XXVI, fig. 3) ; les articles qui constituent ces assises sont d'ailleurs plurinucléés.

Malgré ces différences, l'ascogone se comporte comme dans l'*Eurotium* ; il subit un premier cloisonnement en longs articles, puis un second qui est suivi de la formation des diplogamètes ; le nombre des spires et leur disposition ne présentent plus cependant le caractère d'uniformité qui se rencontre chez l'*Eurotium*.

Avec cette espèce, nous nous éloignons de plus en plus des cas où les deux rameaux copulateurs primitifs rappellent l'aspect des gamétanges ; l'ascogone lui-même ne mérite son nom ici que parce qu'il fournit le gamétophore et les asques.

Le dernier vestige des gamétanges ancestraux est en voie de disparition complète.

2° *Aspergillus fumigatus* Fresenius.

On croirait, d'après le nom qui a été donné à cette espèce, qu'elle est caractérisée par une teinte gris de fumée ; Wehmer lui attribue une couleur bleu ciel analogue à celle du *Penicillium* (1).

Afin de montrer qu'elle a dû donner lieu fréquemment à des méprises et provoquer la création de nouvelles espèces, nous allons indiquer les divers états d'esprit par lesquels nous sommes passé en essayant de la déterminer.

Tout d'abord, quand nous l'avons obtenue, la couleur blanchâtre des cultures, surtout au moment où apparaissent les périthèces, nous avait déterminé à la placer dans le groupe des espèces blanches ; ses caractères s'accordaient assez bien avec ceux de l'*Aspergillus candidus* Link. Saccardo.

Cependant, ayant remarqué que les cultures montraient assez fréquemment une couleur cendrée à l'endroit où les conidiophores sont nombreux, nous pensâmes à l'*Aspergillus griseus* Link. Bonorden, qui a étudié cette dernière espèce (2), dit que les conidiophores sont d'abord jaunâtres, puis gris ; les pédicelles ont plusieurs cloisons. Les dimensions convenaient assez bien à nos échantillons.

Nous ne pensions nullement à l'*Aspergillus fumigatus*, quand notre attention fut attirée par une appréciation de Wehmer qui ayant placé l'*Aspergillus griseus* dans les espèces incomplètement décrites, ajoute : « Vielleicht handelt es sich um *A. fumigatus* (3). »

Nos notes portaient les diverses mentions couleur cen-

(1) Wehmer : *loc. cit.*, p. 71.
(2) Bonorden : *Handbuch der allgemeinen Mykologie*, Stuttgart, 1851.
(3) Wehmer : *loc. cit.*, p. 90.

drée ou vert de gris pâle, ou teinte olive légère ; nous ajoutions même que, sur des cultures d'aspect blanchâtre, on pouvait au microscope percevoir la couleur olive des conidiophores.

Notre conviction fut définitivement établie ; nous avions bien affaire à l'*Aspergillus fumigatus* ; tout au plus était-ce une variété *griseus*, caractérisée par sa teinte moins foncée que le type et par la plus grande fréquence des cloisonnements dans le pédicelle.

Nous avons cultivé cette espèce sur divers milieux, et plus particulièrement sur tranches de pommes de terre et agar nutritif.

Le mycélium est formé de filaments principaux plus gros qui portent des ramifications secondaires, et çà et là des branches qui vont en s'amincissant à leur extrémité (Pl. XXVII, fig. 1) ; nous avons constaté sur des cultures âgées de huit jours des anastomoses nombreuses (Pl. XXVII, fig. 2) ; leur présence est sans doute en rapport avec la nutrition active exigée par le développement des périthèces ; le diamètre des hyphes varie considérablement ; ceux qui supportent les conidiophores ont en moyenne 3 μ, ceux qui produisent les périthèces n'ont même pas 2 μ assez souvent.

Les conidiophores ont une longueur qui varie entre 0,1 et 0,2 mm ; leur diamètre est de 3, 5 à 5 μ ; ils sont simples ou cloisonnés. La place de la cloison n'est pas fixe ; elle se trouve tantôt à la base même du pédicelle, un peu au-dessus de son insertion sur le filament porteur ; tantôt elle est située sous l'ampoule terminale ; certains pédicelles ont plusieurs cloisons placées à diverses hauteurs (Pl. XXVII, fig. 3-7).

L'ampoule est sphérique ou claviforme ; son diamètre varie entre 12 et 20 μ ; les stérigmates atteignent une longueur de 8 à 12 μ ; les spores sont globuleuses et ont 2, 5 à 3 μ (Pl. XXVII, fig. 13).

Les stérigmates *ne couvrent habituellement que la partie supérieure du renflement*, surtout quand ce dernier est claviforme ; s'il est sphérique, les stérigmates s'étendent davantage vers la base.

Les sections des conidiophores nous montrent un plus ou moins grand nombre de noyaux dans l'ampoule ; les stérigmates n'en ont qu'un, et il en est de même des conidies ; celles-ci se forment suivant le procédé que nous avons décrit dans l'espèce précédente.

La température de 25 à 32° s'est montrée très favorable au développement de cette espèce ; elle végète moins vigoureusement aux températures de 12 à 15° ; on sait que l'optimum de croissance est de 37° pour l'*A. fumigatus* ; nous avions donc noté, sans le savoir, un caractère qui confirme bien notre dernière détermination.

La seule différence qui aurait pu nous retenir résidait dans le cloisonnement du pédicelle ; Wehmer, s'il en figure un avec cloison, dans sa Pl. I, n'en parle pas dans la description qu'il consacre aux conidiophores : « Zwerghaft, zart, in sehr dichten Rasen, kaum von den Hyphen verschieden, mit kleinen grünen Kopfchen und farblosem Zarten Stiel (1). »

Mais nous constations par ailleurs une concordance complète dans les deux formes quant à la disposition des stérigmates qui sont appliqués les uns contre les autres en se rapprochant de la direction de l'axe, au lieu d'être rayonnants par rapport à l'ampoule.

Nous désirions d'autant plus ne commettre aucune erreur de détermination que nous avions pu obtenir de nombreux périthèces dans nos cultures, étudier leur fonction en détail et leur structure.

Behrens a cru en trouver quelques-uns sur des nervures de feuilles de tabac ; il les a comparés à ceux de l'*A. glaucus*

(1) Wehmer : *loc. cit.*, p. 71.

(Eurotium) : ils étaient sphériques, de couleur jaune et d'un diamètre de 73 à 80 μ, avec des asques à huit spores. De son côté, Siebenmann a rencontré dans cette espèce de petits sclérotes durs et stériles d'un diamètre de 17 à 25 μ (1).

On voit que les renseignements sur ce point sont insignifiants et même contradictoires ; nous allons les remplacer par des observations précises et complètes.

Les nodules que Siebenmann a pris pour des sclérotes stériles sont en réalité des périthèces jeunes incomplètement développés. Examinons d'abord le début de leur formation. Dans nos cultures, les périthèces se sont développés en grand nombre ; on les voyait apparaître au milieu du mycélium blanc dès le huitième ou dixième jour ; ce mycélium est constitué par des hyphes très ramifiées ; les diverses branches se détachent souvent à angle droit, et on constate la présence de nombreuses anastomoses. Le périthèce débute par un rameau qui s'enroule en tire-bouchon ; il y a de trois à cinq tours de spires qui se rapprochent ordinairement en un tronc de cône creux (Pl. XXVII, 8-12 ; XXVIII, 2-8); pendant l'enroulement, le rameau est dépourvu de cloison ; il possède de quatre à cinq noyaux espacés dans toute la longueur ; et il représente l'ascogone. Un peu plus tard, l'ascogone dont les tours de spire sont maintenant au contact, augmente de diamètre ; son cytoplasme devient plus dense et plus chromatique ; il commence à se cloisonner ; les rameaux recouvrants apparaissent; bientôt une ramification abondante à laquelle prennent part les filaments voisins, entoure l'ascogone, et sépare, écarte les divers tours de spire de l'ascogon (Pl. XXVIII, fig. 9-10).

Il en résulte des nodules ayant l'aspect de sclérotes et dont toute la surface est hérissée d'hyphes qui la relient

(1) Siebenmann : *Die Fadenpilze Aspergillus und Eurotium 1882* et *Die Schimmelmycosen des menschlichen Ohres*, Wiesbaden, 1889.

au mycélium environnant. Si l'on en fait une section alors que leur diamètre ne dépasse pas 30 à 40 μ, on voit qu'ils sont constitués par un feutrage serré de filaments très fins, entourant les tours de spire de l'ascogone ; plus tard, les tours de spire de l'ascogone se trouvent écartés les uns des autres ; leur diamètre a augmenté ; ils sont remplis d'un protoplasma dense et chromatique qui les fait aisément reconnaître ; chaque article renferme deux noyaux (Pl. XXVIII, fig. 11-12). Pendant ce cloisonnement de l'ascogone en articles binucléés, les filaments du feutrage s'organisent en pseudoparenchyme dont les éléments extérieurs restent petits ; il se constitue ainsi une écorce épaisse qui se relie par transitions insensibles avec la partie médullaire formée de cellules plus grandes et séparées plus ou moins les unes des autres ; les périthèces ont alors un diamètre de 70 à 90 μ.

Le tissu intérieur se désorganise ; les articles binucléés de l'ascogone fournissent les asques soit directement, soit dans leurs ramifications ; il est assez difficile de dire quel est le procédé le plus fréquent.

En effet, les articles binucléés de l'ascogone se dissocient, se séparent les uns des autres au milieu de la médulle du périthèce ; comme ils ont perdu leur arrangement en spirales, il est presque impossible de savoir si les diplogamètes qui donnent les asques correspondent à ces mêmes articles ou à une ramification de ces éléments ; nous pencherions pour la première hypothèse, étant donné le nombre assez réduit des asques dans chaque périthèce.

Finalement, le périthèce ne comprend plus que sa paroi avec quatre ou cinq assises de cellules intimement unies en pseudoparenchyme ; à l'intérieur les spores sont devenues libres par disparition de la membrane des asques ; elles sont aplaties, et ne renferment qu'un seul noyau. La membrane simule deux couvercles à larges

bords qui seraient séparés par un faible intervalle (Pl. XXVIII, fig. 13).

Nous sommes persuadé que cette espèce a donné lieu à de fréquentes erreurs et qu'en cherchant bien, un certain nombre d'espèces parmi les Aspergillées à couleur blanche pourraient lui être rapportées.

La facilité avec laquelle elle donne naissance à ses périthèces la rend encore plus intéressante ; on voit par nos descriptions combien varient l'aspect et la structure des périthèces chez les Aspergillées. La disposition de la figure 5 (Pl. XXVIII) où l'on voit le premier rameau recouvrant s'appliquer sur l'ascogone pourrait faire croire à l'existence d'un trophogone. Nous avons examiné un grand nombre d'échantillons à ce stade, et notre conviction absolue est qu'aucune distinction cependant ne saurait être établie parmi les rameaux qui sont chargés de former la paroi des périthèces. Les observations faites à propos de l'*Aspergillus flavus* s'appliquent donc entièrement à cette espèce.

Notons en passant qu'il s'agit d'une espèce de maniement assez dangereux, puisqu'elle est nettement pathogène ; aussi nous n'osons pas la recommander comme type classique, malgré les facilités d'étude qu'elle présente.

3° *Aspergillus clavatus* Desmazières.

Cette grande et belle espèce est considérée comme rare.

Notre attention fut attirée sur elle la première fois par la forme singulière que prennent les conidiophores âgés ; l'ensemble des chainettes de conidies se sépare en plusieurs lames rayonnantes qui rappellent la disposition des ailes d'un moulin à vent. A côté de ces conidiophores s'en trouvaient d'autres qui présentaient encore

l'aspect claviforme normal qui nous permit d'établir notre détermination.

Nous n'avions à choisir qu'entre l'*A. clavatus* et l'*A. giganteus* Wehmer ; nos premiers échantillons, par leurs grandes dimensions, se rapportaient à la description de l'*A. giganteus* ; le pédicelle du conidiophore atteignait 1 et 2 cm. ; le renflement mesurait de 4 à 800 μ sur 100 μ de largeur ; les stérigmates atteignaient une longueur de 20 μ sur 3-4 μ de largeur, et les conidies à contour légèrement elliptique mesuraient 3 μ, 5 sur 5 μ. Comme seule différence sensible avec les mesures fournies par Wehmer de son *A. giganteus*, nous remarquons seulement la longueur plus grande des stérigmates dans nos échantillons, soit 20 μ au lieu de 10 μ (1).

Nous étions donc tout disposé à considérer cette espèce comme l'*A. giganteus*, lorsque, après de nombreux semis sur divers milieux, nous avons constaté les plus grandes variations de taille ; dans nos cultures d'agar, la dimension des conidiophores est revenue à la taille normale de ceux de l'*A. clavatus* ; dans la même colonie, nous observions des conidiophores variant de grosseur dans la proportion de 1 à 10 ; certains étaient à peine renflés ; l'ampoule avait 15 à 20 μ en diamètre ; nous en avons trouvé qui dépassaient à peine la largeur du pédicelle avec 10 μ en largeur ; les plus gros renflements mesuraient 80 μ ; la moyenne était de 40 μ ; ici, la longueur des stérigmates ne dépassait pas 10 μ ; comme anomalie rare, le conidiophore peut se prolonger latéralement en un cylindre recouvert de stérigmates comme le renflement principal.

L'espèce forme sur agar nutritif un gazon court, abondant, d'une couleur vert de gris ou vert clair ; les conidies elles-mêmes sont presque incolores et leur membrane est lisse.

(1) Wehmer : *loc. cit.*, p. 85.

Nous ne croyons pas qu'il y ait lieu de maintenir l'*A. giganteus*, même à l'état de simple variété.

Nous avons échoué dans nos efforts pour obtenir la fructification ascosporée.

Genre *Sterigmatocystis*.

Ce genre est caractérisé par le fait que les renflements du conidiophore ne supportent pas directement les cellules-mères; celles-ci sont placées au nombre de quatre à huit sur des articles renflés et courts qui recouvrent le renflement.

Les différences que présentent les *Sterigmatocystis* et les *Penicillium* sont plus apparentes que réelles. Ainsi, dans les modifications que nous avons observées chez le *Penicillium* de la Levure, il en est qui rappellent non seulement les *Aspergillus*, mais encore et d'une façon frappante les *Sterigmatocystis* (Pl. XV, fig. 12, 15); une transformation du même genre a été retrouvée dans une autre espèce de *Penicillium*. La fixation du caractère des conidiophores dans les Pénicilliées et les Aspergillées est encore instable, et il est intéressant évidemment de noter les tendances des *Aspergillus* et des *Sterigmatocystis* à se rapprocher de la forme *Penicillium*, alors que les *Penicillium*, de leur côté, manifestent parfois clairement un retour à la forme *Aspergillus*. Ce double courant, en sens inverse, rend même très difficile la question de savoir quelle est la forme ancestrale ; elle n'est résolue en faveur des *Aspergillus* que par la considération de la structure du thalle et des renflements qui avec leurs nombreux noyaux semblent se rattacher plus étroitement aux Siphomycètes ; il ne faut pas oublier toutefois que l'appareil initial du périthèce a un caractère plus primitif dans le *Penicillium vermiculatum* que chez les Aspergillées connues ; il ne faudrait donc pas s'étonner

si l'on retrouvait un jour chez quelques-unes de ces dernières des pseudogamétanges bien caractérisés.

Les Aspergillées constituent à notre avis un groupe qui est encore en voie d'évolution ; ses caractères sont instables, et c'est là une des causes qui rendent la classification des genres et des espèces difficile ; il ne faut accepter les genres actuels que provisoirement, en attendant de savoir si l'on pourra obtenir de meilleurs résultats en se servant des caractères du périthèce.

1° *Sterigmatocystis ochracea* Wilhelm.

Cette espèce a été bien décrite par Wilhelm ; elle se range au voisinage des *St. sulfurea* Fres., *St. Rehmii* Zuk., *S. spuria* Schröt. ; toutes ces espèces constituent un groupe dans lequel la coloration des cultures varie du jaune au brun et au rouge. Selon Wehmer, le *St. ochracea* et le *St. Rehmii* sont peut-être synonymes avec le *St. sulfurea* ; comme aucune figure n'a été donnée jusqu'ici du *St. ochracea*, Wehmer se montre assez hésitant : « Ob die Art mit anderen zu vereinigen lasst sich nach den vorliegenden Angaben schwer sagen ; eine bessere kenntniss der braunen Species überhaupt wäre da wohl zunachst erforderlich und sehr erwunscht (1). »

Ayant obtenu cette espèce dans nos cultures, nous avons essayé de combler cette lacune.

Le *St. ochracea* se cultive bien sur le pain bis, les carottes, les pommes de terre, les jus de fruits, etc. ; on peut aussi se servir des divers milieux nutritifs artificiels.

Nous avons employé de préférence l'agar nutritif ; le mycélium est floconneux, d'un blanc jaunâtre ; il se développe vigoureusement à la température de 20 à 25° et s'élève au-dessus du substratum ; avec l'âge, la culture

(1) Dr Wehmer : *loc. cit.*, p. 115.

d'abord blanchâtre prend une coloration jaune ocre, qui passe plus tard un peu au brun. Les sclérotes se produisent normalement dans toutes les cultures au bout d'un certain temps.

Les filaments du mycélium contiennent un nombre variable de noyaux (Pl. XXIX, fig. 11).

Les conidiophores sont remarquables par leurs très longs pédicelles qui arrivent à dépasser 2 et 3 mm (Pl. XXIX, fig. 1) ; ils ont une membrane épaisse résistante, colorée en jaune, puis en brun; elle est recouverte d'une quantité de petites proéminences, de petites granulations qui, suivant Wilhelm, sont sans doute des épaississements de la paroi et non un produit d'excrétion.

Les renflements sont sphériques, d'une dimension de 40 μ en moyenne ; les stérigmates primaires ont une longueur de 6 à 7 μ, tandis que leurs rameaux ont fréquemment jusqu'à 10 μ ; le diamètre des conidies est de 3, 5 μ ; elles sont sphériques, incolores ou jaunâtres ; leur surface est lisse.

Nous avons pu suivre le mode de formation de ces conidies, que personne n'a décrit jusqu'ici d'une manière satisfaisante, dans les *Sterigmatocystis*.

L'ampoule qui contient de nombreux noyaux se recouvre sur toute sa surface de bourgeons sphériques ; à l'intérieur de chacun d'eux passe *un seul noyau* nucléolé (Pl. XXIX, fig. 2, 3) ; ces bourgeons deviennent pyriformes, la pointe étant tournée vers le haut. Cette pointe s'allonge en un premier rameau, tandis que le noyau du stérigmate subit une division. L'un des noyaux provenant de cette division passe dans le rameau et se rend au voisinage du sommet. Le second noyau reste dans l'ampoule basilaire et il se divise à nouveau, tandis qu'un second rameau se forme latéralement à côté du premier (Pl. XXIX, fig. 4); ce second rameau reçoit aussi un noyau. A chaque division du noyau de l'ampoule correspond donc la production d'un nou-

veau rameau uninucléé qui s'ajoute aux autres. Nous avons compté jusqu'à huit de ces rameaux sur le sommet d'un stérigmate primaire ; chacun d'eux donne naissance aux conidies, suivant le mode ordinaire ; il se renfle au sommet en un petit bourgeon sphérique à l'intérieur duquel passe un noyau ; un second se forme au-dessous, et ainsi de suite ; à chaque bourgeonnement se produit une division du noyau du rameau ; l'un d'eux passe dans la conidie et le second entre à nouveau en division pour le bourgeon suivant (Pl. XXIX, fig. 5, 8).

D'après cette description, on voit qu'il n'y a plus lieu de se demander comme Wehmer si les ramifications du stérigmate primaire se forment après que celui-ci a déjà fourni des conidies. « Es bleibt noch zu zeigen ob verzweigte Sterigmen nach träglich nichdireckt aus einfachen (nach bereits erfolgter Conidienbildung) her vorgehen (1) ».

Dans le feutrage des cultures, la vapeur d'eau se condense abondamment ; nous attribuons à ce fait la prolifération que l'on observe fréquemment sur les conidiophores. Les stérigmates primaires ne donnent qu'un seul rameau (Pl. XXIX, fig. 9-10) qui, au lieu de fournir des conidies, se continue en un filament mycélien végétatif ; les ampoules sont ainsi recouvertes de longues hyphes qui se mélangent au mycélium ordinaire.

Nous avons fait une étude particulière des sclérotes. Wilhelm les a décrits comme des nodules se produisant en abondance à l'intérieur et à l'extérieur du substratum ; leur surface est de couleur jaune brun, alors que le tissu intérieur est incolore. Ils débutent par l'entre-croisement et l'union d'hyphes semblables et de même valeur ; ces sclérotes n'ont jamais fourni d'asques dans les essais de germination qui ont été entrepris.

Il était fort intéressant de rechercher si ces sclérotes

(1) Wehmer : *loc. cit.*, p. 35.

étaient réellement dépourvus d'ascogone ; dans le cas de l'affirmative, on pouvait alors s'expliquer l'absence des asques.

Nous avons étudié la formation de ces sclérotes avec soin ; il n'existe pas d'appareil initial comme pour un périthèce ; sur ce point, nous confirmons les résultats de Wehmer qui a décrit ces sclérotes comme étant formés par l'entrelacement et la ramification de filaments semblables.

Le début d'un sclérote s'annonce par une sorte de tache qui s'aperçoit au milieu du mycélium floconneux ; si on enlève cette partie, on constate qu'elle est composée de filaments mycéliens ordinaires dont quelques-uns, enchevêtrés irrégulièrement (Pl. XXX, fig. 2), sont plus gros que les autres et d'aspect noduleux ; ces derniers sont à membrane épaisse ; ils sont renflés aux nœuds (Pl. XXX, fig. 1, 3).

Un peu plus tard, par suite d'une ramification abondante, il se produit un tissu de pseudoparenchyme limité extérieurement par une zone de même tissu beaucoup moins compact (Pl. XC, fig. 1).

Enfin, à maturité (Pl. XXX, fig. 5), le sclérote présente une écorce formée par ce pseudoparenchyme extérieur dont les membranes restent minces ; puis vient une couche très épaisse de tissu compact dont les éléments ont une membrane très épaisse (Pl. XXX, fig. 6) ; on passe insensiblement à la moelle qui est constituée par des hyphes entrelacées à membranes minces (Pl. XXX, fig. 7 ; Pl. XC, fig. 1).

Nous avons essayé à nombreuses reprises, mais toujours en vain, d'obtenir des asques en faisant germer ces sclérotes ; nos observations à ce sujet confirment celles de Wehmer ; on peut donc considérer ces sclérotes comme étant stériles.

La chose s'explique facilement par suite de l'absence nettement constatée d'ascogone et de gamétophore.

Au point de vue de l'équivalence des organes, nous pensons qu'on doit considérer ces organes comme tenant

la place des périthèces sur un gamétophyte dont les pseudogamétanges ont entièrement disparu ; si dans le *Penicillium crustaceum*, par exemple, l'ascogone et le trophogone venaient à manquer, nous aurions des organes de valeur complètement identiques.

2° *Sterigmatocystis nidulans* Eidam.

Cette espèce végétait dans un de nos tubes de culture en compagnie d'un *Mucor* ; nous l'avons reconnue à la coloration rougeâtre qu'elle communiquait au substratum et à ses longues chainettes de spores qui restent réunies en pinceau.

Eidam, qui a le premier étudié cette espèce, a donné de nombreux renseignements sur son développement (1) ; il a particulièrement insisté sur le mode de formation des périthèces ; ceux-ci débuteraient par l'enroulement de deux hyphes, alors que dans les *Eurotium* et l'*Aspergillus flavus*, il n'en existe qu'une. L'une des hyphes reste courte et se renfle à son sommet, tandis que la seconde s'enroule autour d'elle, se ramifie à sa surface et forme une assise de pseudoparenchyme. Le peloton ainsi constitué avec une ou deux assises de parenchyme se colore en jaune intense et il n'est pas facile de voir ce que devient l'hyphe centrale ; il est probable cependant que sa partie terminale renflée se dissout et disparaît, alors que les cellules situées au-dessous bourgeonnent et fournissent le parenchyme central du peloton qui plus tard donnera les asques.

Il aurait été fort intéressant de pouvoir établir définitivement le rôle des deux hyphes ascogènes ; car la description d'Eidam ne permet pas de se prononcer : l'appareil initial du périthèce ressemble-t-il à celui du *Penicillium*

(1) Eidam : *Zur Kenntniss der Entwicklung bei den Ascomyceten* (Biologie der Pflanzen de Cohn., Bd. III, p. 392).

vermiculatum ou bien se rapproche-t-il de celui des autres Aspergillées ?

Nous avions un peu l'espoir, en cultivant cette espèce, d'arriver à éclaircir ce point intéressant ; nous avons bien obtenu des périthèces, mais jamais en quantité suffisante pour suivre les divers stades du développement ; nous avons dû nous contenter provisoirement d'établir quelques-uns des caractères principaux de la structure histologique.

Nous avons commencé nos cultures à partir des ascospores. Celles-ci sont, d'après Eidam, « schwach ovaler Gestalt, glatt, mit starker purpurfarbener Aussenhaut versehen. In der Lange messen sie 5, in der Breite 4 ». Les ascospores sont munies d'un sillon équatorial, suivant lequel la membrane n'est pas épaissie ; il y a ainsi deux calottes ; si l'on regarde l'une de face, la spore semble exactement sphérique et la paroi montre de fines stries radiales ; de profil, on aperçoit le sillon équatorial et la spore se montre légèrement aplatie en lentille. L'ensemencement ayant lieu sur agar nutritif, à une température de 20-25°, au bout de 30 heures, on trouve déjà des conidiophores avec leurs conidies et à côté des ascospores à tous les stades de germination. Les deux valves de la spore s'écartent par suite du gonflement du contenu ; fréquemment un rameau se dirige l'un à droite, l'autre à gauche ; ils peuvent tous les deux se ramifier en un mycélium qui porte çà et là les conidiophores ; mais, quelquefois, un conidiophore part directement de la spore (Pl. XXXI, fig. 1, 2).

Les conidiophores du *Sterigmatocystis nidulans* sont caractéristiques de l'espèce ; les plus longs n'atteignent pas 1 mm et quelques-uns sont presque sessiles ; ils ont ordinairement de 0,2 à 0,4 mm. ; quelques-uns sont simples, d'autres sont ramifiés ; ils peuvent aussi être cloisonnés.

Le mycélium qui les porte est formé par des tubes ramifiés qui ont un diamètre de 3 à 4 μ ; il y a quatre à cinq noyaux par article, souvent davantage ; ceux-ci sont très petits et ne dépassent guère 1 μ, 5 en diamètre. On peut s'assurer cependant qu'ils ont la structure ordinaire ; le nucléole est très petit et placé assez souvent au contact même de la membrane.

Le pédicelle du conidiophore se renfle assez peu, et alors que son diamètre est de 4 à 8 μ, l'ampoule ne dépasse guère 12 à 20 μ ; les noyaux sont situés dans un cytoplasme trabéculaire, et leur nombre n'est jamais très élevé ; ce fait explique le nombre relativement faible des stérigmates primaires qui ne recouvrent que la partie supérieure de l'ampoule, sans s'étendre vers le bas (Pl. XXXI, fig. 3-8). Les stérigmates débutent par de petits bourgeons sphériques dans chacun desquels passe un noyau ; ces bourgeons s'allongent et atteignent une longueur de 8 μ ; le noyau occupe alors le centre. Il se divise pendant qu'un premier rameau se forme sur le stérigmate ; ce stérigmate secondaire reçoit l'un des noyaux ; l'autre reste dans le stérigmate primaire et il continue de se diviser pour la formation des autres stérigmates secondaires.

Tout se passe donc comme dans le *St. ochracea* ; les conidies uninucléées ont un diamètre de 3 à 4 μ ; elles sont sphériques, à membrane lisse ou finement ponctuées; toutes les conidies d'une même conidiophore restent adhérentes en un long pinceau un peu élargi au sommet.

La couleur de la culture portant les conidiophores est vert jaunâtre au début ; elle passe ensuite à un vert plus foncé et d'une teinte sale.

Les conidies ont une surface lisse ou finement ponctuée ; leur couleur est verdâtre ; elles germent rapidement en développant un nouveau mycélium.

Cette espèce qui se développe bien aux températures

moyennes du laboratoire est susceptible de se multiplier et de fructifier aux températures élevées; son optimum de croissance serait, d'après Eidam, au voisinage de 38 à 42° c.

Eidam a décrit les nombreuses anomalies qui se rencontrent dans la structure des conidiophores et qui les font ressembler à des fructifications de *Penicillium* ; elles sont analogues à celles que de Bary a décrites dans l'*A. glaucus* et à celles que nous avons rencontrées dans l'*A. flavus* ; parfois il se produit des anastomoses entre les stérigmates sur ces exemplaires anormaux.

La *production des périthèces* est soumise à des conditions que nous ignorons encore. Eidam a fait son étude sur une culture dans laquelle ces éléments se trouvaient en abondance; ayant ensuite voulu compléter ses premières observations, il a tenté vainement par tous les moyens de provoquer une nouvelle apparition de périthèces.

Ceux que nous avons obtenus se sont montrés, mais en petit nombre, dans des cultures à l'agar ; la fructification conidienne s'étendait peu à peu jusqu'au fond du tube de culture, et c'est là seulement, à cette limite, que deux ou trois douzaines de périthèces apparaissaient tardivement ; leur présence était indiquée par la couleur rougeâtre qu'ils communiquaient tout autour d'eux à l'agar.

Malgré la pénurie des matériaux, nous avons essayé quelques sections au microtome après inclusion dans la paraffine ; il ne restait plus que la paroi du périthèce et de nombreuses ascospores libres à l'intérieur (Pl. XXXI, fig. 9).

Dans cette espèce, l'ascogone et le trophogone seront toujours difficiles à étudier, parce qu'ils se trouvent entourés d'un manteau assez épais d'hyphes renflées en ampoules.

On devra pourtant s'efforcer d'arriver à connaitre leur

manière d'être ; la chose ne peut manquer d'être intéressante à cause des ressemblances que montrent certains conidiophores avec ceux des *Penicillium*, et aussi parce que les deux rameaux copulateurs signalés par Eidam font songer à l'appareil décrit par Brefeld pour le *Penicillium crustaceum*.

3° *Sterigmatocystis nigra* Cram.

Cette espèce est l'une de celles qui ont été étudiées le plus souvent (1) ; elle est très commune et se cultive également bien sur les milieux les plus différents ; on la reconnait facilement à la couleur noire que prennent rapidement les cultures.

Le mycélium, après le semis, est d'abord blanc jaunâtre en gazon assez haut ; la culture prend une couleur brune, puis noire, avec le développement des conidiophores et des spores.

Les dimensions ordinaires sont les suivantes : le pédicelle des conidiophores a 1 ou 2 mm. de longueur ; le diamètre est de 20 μ avec une épaisseur de paroi de 2-3 μ environ ; le renflement est sphérique, couvert de stérigmates rayonnants ; son diamètre est de 45 à 80 μ ; les stérigmates primaires ont une longueur de 15 à 20 μ ; les stérigmates secondaires, 8 à 10 μ ; les conidies sont sphériques, elles ont un diamètre de 4 à 5 μ : l'épispore noire est rugueuse et l'endospore incolore a une assez grande épaisseur.

Nous avons fait de nombreuses cultures avec l'espoir d'obtenir les périthèces ; Brefeld en a signalé, mais sans les décrire suffisamment. De son côté, Siebenmann attribue à cette espèce des sclérotes bruns, irréguliers (2).

(1) Wehmer : *loc. cit.*, p. 103.
(2) Wehmer : *loc. cit.*, p. 105.

Nos ensemencements faits sur pommes de terre, pain, tourteau, agar nutritif, etc., n'ont rien donné ; nous avons dû nous borner à vérifier que cette espèce ressemble au point de vue histologique aux autres *Sterigmatocystis*.

La figure 10, Pl. XXXI, représente la section longitudinale d'un conidiophore.

La formation des conidies se fait donc comme dans les autres espèces du genre.

En résumé, toutes les espèces d'Aspergillées ont des articles à nombreux noyaux ; ces noyaux ont la structure ordinaire ; dans les filaments en voie de croissance, ils s'allongent suivant l'axe avec le nucléole à l'un des pôles.

La *fructification conidienne* est maintenant bien connue ; nous avons distingué le type des *Eurotium*, dans lequel stérigmates et conidies sont plurinucléés ; le type des *Aspergillus* à stérigmate simple uninucléé, ainsi que les conidies, et le type des *Sterigmatocystis* chez lesquels les stérigmates primaires n'ont qu'un noyau, ainsi que les stérigmates secondaires et les conidies. Les anomalies observées dans plusieurs espèces nous conduisent insensiblement par disparition progressive du renflement et diminution du nombre des stérigmates au type des *Penicillium*, dans lequel conidies et stérigmates sont également uninucléés.

Les conidiophores dans les Aspergillées semblent dériver de sporanges analogues à ceux des Oomycètes dont les spores seraient devenues exogènes ; le premier stade de cette différenciation est marqué par une moisissure, l'*Œdocephalum*, dans lequel les premiers bourgeons du conidiophore deviennent directement non des stérigmates, mais des spores uninucléées.

La *formation des périthèces* offre, dans ce groupe, le plus grand intérêt ; *nos observations ont démontré qu'il n'existe aucune fécondation possible à l'origine entre l'asco-*

gone et les premiers filaments recouvrants; le cloisonnement successif de l'ascogone ayant comme résultat la production d'articles à deux noyaux, rappelle exactement ce que nous avons rencontré dans les Gymnoascées et le *Penicillium*; *mais nous assistons ici à la disparition complète du trophogone*; cet organe, sauf peut-être chez le *Ster. nidulans*, se confond avec les autres filaments recouvrants. L'enveloppe du périthèce montre des différences remarquables dans sa constitution et son origine; dans les *Eurotium*, les ramifications se font en ordre centripète comme chez les Erysiphées ; les deux ou trois assises internes ont un rôle nourricier et se détruisent, laissant pour le périthèce mûr la seule assise extérieure comme membrane: dans l'*Aspergillus flavus*, la ramification se fait en ordre centrifuge et donne naissance à une écorce plus large avec des cellules à membrane épaisse. Enfin, dans l'A. *fumigatus*, la ramification rappelle davantage celle des Gymnoascées et en particulier celle de l'*Aphanoascus cinnabarinus*; une complication nouvelle est offerte par les périthèces du *Sterigmatocystis nidulans* qui sont inclus dans un feutrage épais du mycélium.

MONASCÉES

Ce groupe a été constitué sur des caractères qui sont loin de répondre à la réalité. Ainsi, le périthèce tout entier a été pris pour un sporange, de telle sorte que les Monascées ont été placées, dans les Hémiascinées, à côté des *Protomycétacées* (1).

Trois genres ont été réunis dans cette famille : *Monascus* V. Tieg. *Helicosporangium* H. Karsten, *Papulaspora* Preuss.

Il nous a été possible de montrer que dans le genre

(1) Schroter: *Hemiascineæ* (Die naturl. Pflanz. *de* Engler et Prantl. I Theil, Abth., 1 1897).

Monascus le prétendu sporange *n'est autre chose qu'un périthèce ordinaire, tout à fait semblable, dans son mode de formation, dans sa manière d'être, à celui des Gymnoascées, Pénicilliées, Aspergillées.* Le premier résultat de cette constatation inattendue, est de modifier la place de cette famille dans la classification. En la décrivant après les Aspergillées, nous ne voulons pas suggérer l'idée que les *Monascus* dérivent des *Aspergillus* ou des formes voisines ; il nous semble plutôt que les Monascées se trouvent près des Gymnoascées. Il existe à ce niveau un certain nombre de groupements qui se détachent en éventail et qui sont déterminés par les caractères de l'ascogone et du trophogone. En décrivant successivement ces divers groupements, parmi les Rectascées, nous devons donc constater qu'il s'agit non pas d'une succession dans une même série évolutive, mais bien de plusieurs directions distinctes à partir de l'ancêtre ascomycète. Il est d'ailleurs assez naturel que ces distinctions soient en majeure partie sous la dépendance de l'appareil initial du périthèce.

Nous avons étudié deux espèces : *Monascus Barkeri* Dangeard et *Monascus purpureus* Went.

1° *Monascus Barkeri* Dang.

Cette espèce nous a été fournie très obligeamment par Barker, qui venait d'en faire le sujet d'un mémoire très étendu (1). Certaines conclusions de ce travail étant en contradiction avec les principes de nos recherches sur la sexualité des Champignons supérieurs, nous avions à rechercher jusqu'à quel point ces conclusions étaient fondées.

Nous avons donc repris en détail l'étude de cette

(1) Barker : *The Morphology and Develop. of the ascocarp in Monascus* (Annals of Botany, XVII, p. 167-236, 1903).

espèce ; elle nous a fourni un grand nombre de faits intéressants ; comme il se trouve que plusieurs auteurs se livraient en même temps que nous à cette recherche, il sera facile par comparaison de se rendre compte de la valeur relative de ces diverses observations ; on aura ainsi une sorte de *critérium* permettant d'apprécier le degré de confiance que l'on peut accorder aux unes et aux autres.

Barker avait obtenu ce *Monascus* en ensemençant sur du riz stérilisé et maintenu à une température de 25° c. un fragment de substance qui sert dans l'est de l'Asie à la préparation d'une liqueur dénommée « Samsu » ; le mycélium obtenu se développe en cultures pures sur des milieux nutritifs variés : la croissance est lente au-dessous de 20° c. ; elle est vigoureuse entre 25° et 30° c., et très rapidement elle produit de nombreuses conidies en chaînettes. Plus tard, le mycélium, sous l'influence d'un pigment, se colore d'une teinte rouge orange et même pourpre ; les périthèces se forment alors abondamment et on les obtient facilement à tous les stages du développement.

Le mémoire de Barker est très complet et fort intéressant ; la difficulté du sujet est telle cependant que plusieurs points importants du développement n'ont pu être élucidés par ce savant, alors que certains problèmes relatifs à la fécondation restaient inexpliqués ; c'est de ce côté que se sont portés nos efforts, et nous avons réussi à dégager définitivement les affinités tout d'abord si obscures du genre *Monascus*.

Nous avons suivi, dans nos cultures, les indications générales fournies par Barker ; comme milieux nutritifs, nous avons utilisé les pommes de terre, le gâteau de riz, le moût de bière, l'agar-agar peptonisé, etc.

Comme liquide fixateur, Barker employait la solution faible de Flemming ; après essai, nous lui avons substitué

le liquide de Mœrkel. Nos inclusions à la paraffine ont été faites suivant les méthodes ordinaires ; parmi les colorations que nous employons habituellement, la triple coloration de Flemming donne ici les meilleurs résultats.

Nous passerons successivement en revue l'*étude du mycélium*, la *formation des conidies*, le *développement et la structure des périthèces*.

Le thalle du *Monascus Barkeri* est constitué par des filaments cloisonnés en longs articles et plus ou moins ramifiés ; son aspect dépend beaucoup des cultures ; il est parfois comme rabougri ; les filaments entre-croisent leurs courtes ramifications, alors que dans les cultures vigoureuses, les hyphes sont grosses, très longues et disposées parallèlement ; le diamètre des tubes varie beaucoup.

La ramification ne se fait pas suivant des règles fixes ; chaque article peut donc donner naissance soit à un, soit à plusieurs rameaux ; ils sont ordinairement disposés à droite et à gauche, et parfois insérés par paires au même niveau, ainsi que l'a constaté Barker ; ces branches se détachent ordinairement au-dessous d'une cloison ou dans son voisinage, ou plus rarement en un point quelconque de l'article (Pl. XXXII, fig. 1-2).

Dans les parties âgées du mycélium, les cellules ont un contenu vacuolaire, avec des granulations et des globules d'aspect oléagineux ; en se rapprochant des extrémités en voie de croissance, la structure devient réticulaire à mailles de moins en moins larges ; les articles du sommet des branches contiennent un cytoplasme dense, homogène, semi-transparent.

Tous ces articles renferment de nombreux noyaux, de six à vingt et même parfois davantage ; nous avons pu mettre en évidence dans chacun d'eux une membrane nucléaire, des granulations chromatiques et un nucléole ; ils ont un diamètre de 1,5 μ environ.

Barker a signalé les différences d'aspect qu'il a remarquées en étudiant ces noyaux ; dans les hyphes jeunes, les noyaux ne se distinguent que par leurs nucléoles, qui sont relativement gros et se colorent d'une façon intense ; le corps même du noyau reste incolore et forme une zone étroite limitée extérieurement par le cytoplasme qui est très chromatique ; dans les filaments âgés, la substance des noyaux se colore presque uniformément, mais le nucléole reste invisible ; le cytoplasme, de son côté, est devenu achromatique. Enfin, il y aurait une troisième manière d'être qui se rencontrerait dans les branches anthéridiennes après l'anastomose ; les noyaux se colorent uniformément, mais faiblement ; un réseau de substance chromatique se dessine, mais le nucléole est à peine perceptible.

Les noyaux du *Monascus Barkeri*, malgré leur petitesse, ont la structure ordinaire ; dans les filaments âgés, le nucléole diminue de grosseur et se réduit à un point ; il faut alors une certaine attention pour le distinguer des quelques granulations chromatiques qui remplissent la cavité nucléaire ; mais dans tous les cas, la structure générale du noyau est la même : membrane nucléaire, nucléole, hyaloplasme plus ou moins dense, plus ou moins chromatique, avec granulations distinctes ou d'apparence homogène.

Après un semis de douze heures, sur tranche de pomme de terre stérilisée, on aperçoit déjà des traces de végétation ; celle-ci se développe rapidement les jours suivants, et dès la seconde journée, on commence à trouver des conidies en abondance ; à partir de ce moment, la culture prend de plus en plus une teinte blanc sale qui est due à la coloration brune de la membrane des conidies mûres.

La *formation des conidies* est facile à suivre : les conidies sont terminales ou intercalaires, isolées ou en chaînettes (Pl. XXXII, fig. 1-5).

Les conidies terminales sont produites par des rameaux qui se renflent en ampoules à leur sommet et s'isolent par une cloison basilaire ; pour produire une chaînette, le filament se renfle au-dessous de cette première conidie et une cloison délimite cette seconde ampoule et ainsi de suite. Les chaînettes comprennent ordinairement trois ou quatre conidies, plus rarement une dizaine.

Les conidies intercalaires peuvent être également isolées ou groupées en chaîne (Pl. XXXII, fig. 5).

Les conidiophores se présentent sous des aspects très variés, selon la longueur des rameaux et leur disposition sur les filaments fructifères.

Les conidies, au moment où elles s'isolent du rameau par une cloison basilaire, ont déjà ordinairement trois ou quatre noyaux (Pl. XXXII, fig. 2) ; le cytoplasme est dense, chromatique ; elles s'arrondissent, augmentent de volume ; la membrane s'épaissit, se colore en brun ; le diamètre varie entre 10 et 15 μ ; des gouttelettes oléagineuses apparaissent dans le cytoplasme, succédant à des vacuoles. Ces conidies mûres renferment de six à douze noyaux ; avec leur épispore épaisse, colorée en brun, leur contenu oléagineux, elles ont tout à fait l'apparence de chlamydospore (Pl. XXXII, fig. 3).

Ces conidies germent rapidement, et il est facile de suivre les stades successifs de la germination dans du moût de bière stérilisé ; elles développent un ou plusieurs filaments mycéliens qui s'allongent, se cloisonnent et fournissent bientôt un petit thalle ramifié.

Nous avons conservé pour ces spores le nom de conidies employé par Barker ; mais il est évident qu'on pourrait avec autant de raison les désigner sous le nom d'oïdies ou même de chlamydospores ; nous aurons à revenir plus tard sur la signification de ces diverses expressions.

Les *périthèces* apparaissent dans les cultures, lorsque la formation des conidies se ralentit ; mais les deux modes

de reproduction ne s'excluent pas l'un l'autre ; ils se succèdent simplement et même se superposent, car il nous est arrivé de rencontrer sur le même rameau des conidies et un début de périthèce (Pl. XXXII, fig. 2) ; nous avons même vu une branche qui portait à sa base une conidie intercalaire et à son sommet un périthèce déjà âgé (Pl. XXXII, fig. 10) ; nous aurons d'autres observations du même genre à présenter ; plusieurs fois, la cellule destinée à devenir un ascogone se transforme simplement en une chlamydospore ou une conidie, près de laquelle on retrouve le trophogone ; il arrive même que cette spore est entourée par quelques filaments recouvrants ; enfin, nous avons vu un trophogone qui, après avoir fourni son anastomose habituelle avec le trichophore, portait une conidie bien développée à son sommet.

Au bout du second jour de culture, on a déjà chance de rencontrer de nombreux débuts de périthèce.

Chaque périthèce débute par la formation et l'accolement des deux filaments copulateurs, comme chez les Gymnoascées ; nos observations s'accordent avec celles de Barker, en ce qui concerne la morphologie de ces organes ; les divergences ne commencent qu'avec les questions de structure et de fonctions qui ont ici une importance capitale.

Les rameaux copulateurs occupent ordinairement l'extrémité des branches latérales ; quelques-unes de celles-ci, remplies d'un protoplasma dense, homogène, semi-transparent, délimitent à leur extrémité par une cloison un article terminal d'abord assez court. Immédiatement au-dessous de la cloison, une protubérance apparaît qui donne naissance à un second article (Pl. XXXIII, fig. 1) ; celui-ci s'accroît en restant intimement appliqué sur le premier possède également deux ou trois noyaux ; par l'effet de cette croissance, l'ensemble des deux

articles se recourbe peu à peu et prend souvent une position perpendiculaire à celle du filament (Pl. XXXIII, fig. 5-10).

Barker désigne l'article terminal sous le nom d'*anthéridie* et le second article sous le nom d'*ascogone* ; l'anthéridie n'est autre chose, comme nous le verrons, qu'un trophogone, et c'est sous ce nom que nous la distinguerons.

Le trophogone s'allonge plus ou moins ; il est cylindrique ou renflé ; mais ordinairement il reste constitué par un seul article ; exceptionnellement cependant sa croissance continue encore un certain temps ; il peut même se ramifier ou porter à son extrémité une conidie (Pl. XXXIV, fig. 1, 2).

Il arrive quelquefois que l'ascogone, au lieu de se former à l'extrémité d'une branche, se développe dans sa partie moyenne ; la protubérance apparait comme précédemment au-dessous d'une cloison, et l'ascogone s'appuie alors sur l'article supérieur, qui joue le rôle de trophogone.

Dans tous les cas, l'ascogone se comporte toujours de la même façon à l'égard du trophogone ; il s'allonge parallèlement à celui-ci, en restant appuyé à sa surface (Pl. XXXIII-XXXVII) ; souvent il se recourbe plus ou moins en croissant ; cette tendance manifeste à l'enroulement va quelquefois jusqu'à produire un tour complet de spire. Par cette disposition, l'ascogone des *Monascus* se rapproche de celui des *Ctenomyces* et des *Gymnoascus* ; des deux rameaux copulateurs, c'est l'extérieur qui fournit les asques. Nous retrouverons d'ailleurs de nombreuses analogies dans le développement du périthèce de ces divers genres, et c'est faute d'avoir été comprises que la place du *Monascus* dans la classification est restée jusqu'ici si obscure.

L'ascogone, au moment où sa croissance cesse, n'est composé que d'une seule cellule, ordinairement assez longue et assez large.

A ce stade du développement une anastomose s'établit entre le trophogone et l'ascogone, comme dans le *Penicillium* ; il est nécessaire de préciser les conditions exactes dans lesquelles elle se forme. L'anastomose a lieu au voisinage du sommet de l'ascogone (Pl. XXXIII, fig. 18, 22, 23, 26). Nous sommes tout à fait de l'opinion de Barker sur son origine ; le trophogone joue un rôle actif ; il développe une papille à l'endroit de la perforation, et au contact de cette papille, la membrane de l'ascogone se résorbe ; les choses se passent comme dans le *Penicillium*, sauf que la papille est ici latérale et non terminale.

L'ascogone, au moment où se forme l'anastomose, subit un premier cloisonnement qui le divise en deux cellules inégales ; la cellule terminale est la plus petite (Pl. XXXIII, fig. 18, 25) ; c'est elle qui se trouve en communication directe avec le trophogone par l'anastomose ; la cellule basilaire, qui est plus longue et plus grosse, prendra seule part à la formation des hyphes ascogènes.

L'appareil initial du périthèce, chez les *Monascus*, se compose donc de deux rameaux comme chez les Gymnoascées et le *Penicillium* ; mais dans les exemples que nous avons étudiés précédemment, ces rameaux appartiennent à des filaments différents, ou sont nés, sur un même filament, de chaque côté d'une cloison ; ici, l'ordre d'apparition et la dépendance des deux organes sont nettement différents ; l'ascogone naît comme un rameau secondaire par rapport au trophogone. La chose n'a qu'une importance relative, car il arrive parfois chez certains *Gymnoascus*, par exemple, qu'un rameau secondaire joue le rôle de trophogone par rapport à un article du filament principal ; ce qui est remarquable dans le *Monascus*, c'est la *fixité du caractère fourni par la relation de position des deux filaments copulateurs.*

Une autre différence, beaucoup plus importante, est la séparation de l'ascogone en deux cellules : l'une supé-

rieure qui s'anastomose avec le trophogone ; l'autre inférieure qui fournira le gamétophore.

La persistance de l'anastomose des pseudogamétanges n'a pas lieu de nous surprendre, puisque nous en avons découvert une semblable chez le *Penicillium* ; nous constatons seulement que sa présence ou son absence n'a rien d'essentiel, puisqu'elle ne modifie rien à la marche générale du développement ; il importe peu que les matériaux nutritifs soient transmis uniquement par osmose ou à l'aide d'une perforation.

Mais Barker, qui a découvert cette communication directe de l'ascogone et du trophogone dans les *Monascus*, allait être dans les conditions les plus défavorables pour interpréter ce phénomène. En effet, une perforation analogue avait été signalée par Harper dans les Erysiphées ; d'autre part, l'appareil du *Monascus* ressemblait d'une manière frappante à celui du *Pyronema confluens* ; l'ascogone se trouvait formé, comme dans cette dernière espèce, de deux parties, la supérieure ou trichogyne, communiquant avec l'anthéridie, la seconde basilaire donnant les hyphes ascogènes. Là encore, Harper avait décrit en termes précis une fécondation.

L'idée de cette fécondation va ainsi s'imposer naturellement dans l'esprit de Barker et le conduire à des erreurs d'interprétation ; en nous efforçant de les signaler, nous tenons à rendre hommage au savant qui n'a pas hésité à nous confier ses propres cultures en vue d'aider à la découverte de la vérité.

Dans l'hypothèse d'une fécondation possible, il était nécessaire de déterminer très exactement *si la cloison qui sépare l'ascogone en deux parties se forme avant l'anastomose de l'anthéridie avec le trichogyne ou après.*

Dans ce dernier cas, l'hypothèse de la fécondation prend corps et il ne s'agit plus que de vérifier l'existence de fusions nucléaires ; mais si la cloison se forme avant

la mise en communication des deux rameaux, toute idée d'acte fécondateur à ce stade doit être écartée, puisque c'est la cellule inférieure qui fournira le gamétophore et les asques.

Barker s'exprime à ce sujet de la manière suivante :

« The exact moment of fusion is very difficult to determine in most cases, since the close contact between the two organs and their optical properties are such as to obscure almost completely the details of the process. I have never observed, either in the living state or in the fixed and stained material a case of which it could be stated positively that fusion occurred before the formation of the septum cutting off the ascogonium. I have, however, seen instances of undoubted fusion after the formation of the septum but before the occurrence of the next stage about to be described. It seems probable, therefore, that fusion succeeds the cutting off of the ascogonium and is preliminary to and also *necessary* for the development of the subsequent stages » (1).

D'après cette description, la mise en communication de l'anthéridie avec l'ascogone se fait lorsque ce dernier s'est individualisé par une cloison basilaire ; *cette anastomose précède la séparation de l'ascogone en deux cellules* et elle est *nécessaire à l'apparition des stages subséquents du développement.*

Or il résulte de toutes nos observations, qui se chiffrent par milliers, que ces deux points ne sont pas conformes à la réalité des faits.

Ainsi, l'ascogone peut très bien se cloisonner en dehors de toute anastomose avec l'anthéridie ; nous en avons rencontré de nombreux exemples (Pl. XXXIV, fig. 3, 4, 5) ; aucune erreur d'observation n'est possible lorsque l'anthéridie se trouve ainsi éloignée de l'ascogone. Nous

(1) Barker : *loc. cit.*, p. 173.

constatons que non seulement l'ascogone est cloisonné, mais nous voyons également l'apparition d'un premier filament recouvrant. Dans un autre exemple (Pl. XXXIV, fig. 2), l'anthéridie est longue et ramifiée ; elle ne présente aucune anastomose avec l'ascogone, et cependant le premier filament recouvrant du périthèce montre plusieurs rameaux. On pourrait ici nous objecter que l'anastomose a existé sans que nous l'ayons vue ; nous ne craignons pas de dire que l'objection porterait à faux, car à ce stade, la communication est toujours nettement visible, surtout lorsque les deux rameaux sont disposés parallèlement.

Il est *absolument hors de doute qu'en l'absence de toute anastomose, les premiers stades du développement se font comme à l'ordinaire* ; quant à dire si le périthèce arrive dans ces conditions à fournir des hyphes ascogènes et des asques, nous ne saurions l'affirmer ; nous pensons même que la chose n'est pas susceptible d'une véritable démonstration, bien que des exemples comme celui de la fig. 13, Pl. XXXIV, puissent faire pencher en faveur de l'affirmative ; nous voyons en effet là un périthèce de formation assez avancée, à côté duquel se trouve un rameau anthéridien.

D'autre part, nous ne serons nullement surpris maintenant de constater que la mise en communication des deux rameaux n'a lieu ordinairement qu'après le cloisonnement de l'ascogone, contrairement à l'opinion de Barker. Les deux phénomènes se produisent à peu près en même temps : mais, tandis que jamais nous n'avons rencontré un seul ascogone unicellulaire en communication directe avec le trophogone, *très fréquemment nous avons vu des ascogones qui étaient déjà cloisonnés, alors qu'aucune perforation n'existait dans la membrane du trichogyne :* ceci est d'ailleurs assez naturel, puisque nous avons montré tout à l'heure que le cloisonnement se produit en l'absence d'un contact du rameau anthéridien.

Ces résultats *ont une importance considérable, puisqu'ils permettent d'affirmer l'impossibilité absolue d'une fécondation à ce stade* ; en effet, la cellule ascogène isolée par sa cloison ne peut recevoir de la prétendue anthéridie, ni éléments nucléaires, ni protoplasma ; vouloir parler de fécondation dans ces conditions serait vraiment déconcertant. Nous avons déjà fait une remarque analogue à propos du *Penicillium* ; il arrive, en effet, que dans ce dernier genre l'ascogone peut commencer à se cloisonner avant toute communication avec le trophogone ; or, les articles ainsi isolés n'en forment pas moins des hyphes ascogènes.

D'après Barker, la cellule terminale de l'ascogone qui communique avec la pseudo-anthéridie est plus ou moins comparable à un trichogyne ; nous refusons, bien entendu, d'accepter cette assimilation ; cette cellule ne sert en aucune façon, comme les trichogynes, à transmettre à l'oosphère les éléments mâles ; son contenu entre en dégénérescence sur place ; elle ne peut que donner passage au courant nutritif qui vient du thalle par l'intermédiaire du trophogone. Nous nous contenterons donc de la désigner sous le nom de cellule stérile ; on observe également dans les *Ctenomyces* et les *Aphanoascus* des articles stériles ; mais leur position exacte est très difficile à déterminer, à cause des nombreux replis du peloton ; leur différenciation, d'autre part, est moins précoce.

Avant d'aller plus loin dans le développement du périthèce, il est bon de faire une étude histologique des deux rameaux copulateurs ; nous verrons si les résultats qu'elle donne sont en accord avec les conclusions qui précèdent.

Dans son ensemble, le système des deux rameaux copulateurs du *Monascus* rappelle tout à fait, on l'a vu, l'un des couples qui se rencontrent à l'origine de chaque périthèce chez le *Pyronema confluens*. En adoptant la

terminologie fournie par de Bary et ses successeurs, on a dans les deux genres un ascogone, surmonté d'un trichogyne, et une anthéridie; dans les deux genres, le trichogyne se met en communication avec l'anthéridie par un pore.

Nous allons pouvoir juger ici une fois de plus de l'influence regrettable du Mémoire d'Harper concernant le *Pyronema*.

Chez le *Pyronema*, suivant Harper (1), les noyaux de l'anthéridie passent par le trichogyne dans l'ascogone et vont se fusionner par paires avec les noyaux de ce dernier organe. Il n'en est rien, comme nous l'avons déjà écrit depuis longtemps et comme nous le démontrerons à nouveau dans la suite de ce Mémoire, avec l'appui de nombreuses figures ; mais Barker n'avait aucune raison de mettre en doute les affirmations d'Harper, et en présence de la similitude réelle entre l'appareil copulateur du *Monascus* et celui du *Pyronema*, il s'était efforcé naturellement de retrouver les mêmes fusions nucléaires.

N'ayant pas réussi, Barker a cherché néanmoins à grouper toutes les raisons qui pouvaient plaider en faveur de l'existence de ces fusions nucléaires ; nous demandons la permission de citer en entier le passage où il est question de la fécondation :

« The small size of the archicarp renders it impossible to speak with more certainty of the nuclear behaviour during the earlier periods of the formation of the ascocarp. The nuclei are relatively numerous, and consequently in whatever position the young ascogonium is wiewed, even in sections, some are always superposed above the others. This fact gives rise in most instances to appearances of nuclear fusions, the majority of which by very careful

(1) Harper : *Sexual Reproduction in Pyronema confluens* (Annals of Botany, V, XIV).

observation can be made out to be due simply to superposition. Some cases cannot be cleary determined. The nuclei are so small and the amount of stainable substance in them is so inconsiderable, being especially marked owing to the stained protoplasm, rendering them comparatively transparent and therefore almost indeterminable in regard to their boundaries, that a positive statement as to fusion in such cases cannot be given. Nevertheless it is highly probable that fusions occur. There is an indoubted fusion between the antheridial branch and the young ascogonium, the extent of the fusion never being much greater than will permit of the passage of nuclei. That nuclei do pass from one organ to the other at some period is certain, since they have been found in the communicating canal. The fusion always takes place prior to the formation of the wall across the archegonium, which cuts off the central cell, so that the inference is that a nucleus or nuclei passed from the anteridial branch into that region of the ascogonium before the formation of the wall.

« Probably many nuclei pass, since, after the central cell is cut off, it is found to be crowded with nuclei, while the number of nuclei in the antheridial branch seems to be less than in rather younger branches. Having admitted the extreme likelihood of the course of events up to this point, supported as they are by direct observation, by every analogy it follows that the male nucleus or nuclei fuse with female nuclei in pairs in the central cell. The absence of one or two specially large or conspicuous nuclei supports the view that numerous fusions occur. The time of the occurence of the fusions is probably during the state of aggregation of nuclei at the centre of the central cell, when it is beginning to swell. »

Tout ce passage montre combien l'auteur était indécis au sujet de l'existence des fusions nucléaires, malgré tout

le désir qu'il avait de concilier ses propres recherches sur le *Monascus*, avec les résultats obtenus par Harper chez le *Pyronema confluens* et donnés comme définitifs.

La difficulté du sujet n'a pas peu contribué à accumuler une foule de notions contradictoires fournies par les différents auteurs qui se sont occupés des *Monascus* ; l'état de la question exigeait que nous suivions pas à pas le sort différent des noyaux de l'ascogone et du trophogone : c'était le seul moyen de terminer la controverse ; nous savions déjà que par suite du cloisonnement précoce de l'ascogone, il ne fallait pas s'attendre à trouver de fusions nucléaires.

Les diverses méthodes de coloration sont loin d'offrir les mêmes avantages ; nous avons donné la préférence ici à la triple coloration de Flemming après fixation au liquide de Mœrkel, mais sans inclusion préalable dans la paraffine ; nous avions de la sorte l'appareil copulateur dans son intégralité. Quand les préparations sont bien réussies, les noyaux se détachent nettement et rien n'est plus facile que de les compter ; aussi les renseignements qui vont suivre peuvent-ils inspirer toute confiance : les dessins ont été faits à la chambre claire, ce qui a permis de fixer le nombre et la position des noyaux dans chaque cas étudié.

Au moment où le trophogone forme sa cloison basilaire, son protoplasma ne renferme que deux ou trois noyaux seulement (Pl. XXXIII, fig. 1, 2, 3, 4) ; l'ascogone ne tarde pas à se développer à côté de lui, recevant du mycélium deux ou trois noyaux également ; il y a là de petites différences individuelles sans importance que nous retrouverons en examinant ces organes à l'état adulte.

Le trophogone, après sa séparation du filament mycélien, s'accroît en longueur ; il reste fréquemment cylindrique et droit ; sa longueur moyenne varie entre 25 et 40 μ ; son diamètre est de 4 à 5 μ ; quelquefois, il est vésicu-

leux, ou au contraire très long ; plus rarement, on le trouve recourbé, ramifié, ou terminé par une conidie.

On est frappé tout d'abord, en étudiant cet organe, par les symptômes de désorganisation et de dégénérescence qui se manifestent très rapidement, et cela souvent bien avant que l'anastomose se produise ; le cytoplasme n'est dense et chromatique que tout à fait au début ; la cloison une fois formée et l'allongement se continuant, le protoplasma, au bout de peu de temps, se raréfie, devient granuleux ; des vacuoles apparaissent, et il ne reste bientôt plus que quelques trabécules de substance vivante ; le phénomène se continue et s'accentue après l'anastomose ; mais nous insistons sur le fait qu'il est fréquemment réalisé auparavant.

Il en est de même en ce qui concerne les noyaux ; ils entrent en dégénérescence sur place, sans qu'il y ait aucune relation entre leur disparition et la formation du canal de communication. Dans les cas les plus favorables (Pl. XXXIII, fig. 14), on compte encore, immédiatement avant l'anastomose, cinq ou six noyaux à nucléole très nets dans un cytoplasme qui s'est maintenu dense ; ils sont irrégulièrement dispersés dans toute la longueur du trophogone ou bien groupés à l'extrémité ; mais dans les autres cas plus nombreux, les éléments nucléaires ne sont plus représentés que par des granulations nucléolaires dispersées dans un cytaplasme vacuolaire ; il arrive même que toute trace des noyaux a totalement disparu au moment de la copulation ; les exemples en sont nombreux. (Pl. XXXVI, fig. 1, 4, 7.)

Les trophogones adultes renferment de quatre à douze noyaux ; comme ils débutent avec deux ou trois noyaux ordinairement, on est conduit à admettre comme probable l'existence de une ou deux divisions ou fragmentations pendant la dégénérescence.

Cette dégénérescence consiste comme ailleurs dans une

disparition progressive de la substance nucléolaire et du nucléoplasme lui-même. On ne saurait d'ailleurs à cet égard conserver la moindre incertitude ; *car sur le même couple, on assiste à la dégénérescence des noyaux de l'anthéridie, alors que les noyaux de la cellule basilaire de l'ascogone augmentent de volume.*

Nous avons laissé l'ascogone au moment où il venait de se constituer avec deux ou trois noyaux ; il s'allonge en restant parallèle au trophogone ou bien il se recourbe plus ou moins en croissant ; sa longueur varie ordinairement entre 20 et 30 μ, et sa largeur entre 6 et 8 μ ; son protoplasma est dense, homogène et chromatique ; il renferme ordinairement de dix à douze noyaux, rarement davantage ; certains ascogones n'en renferment que six ; mais la chose était plutôt rare dans nos cultures.

Il se produit évidemment dans l'ascogone une ou deux divisions nucléaires ; nous avons dessiné plusieurs fois des stades de métaphase ; mais ils ne présentent aucun intérêt, car il nous a été impossible de compter les chromosomes.

Ces noyaux se distinguent avec une très grande netteté, grâce à leur gros nucléole ; ils montrent bientôt une tendance à se séparer en deux groupes qui se trouvent ensuite séparés par une cloison (Pl. XXXVI, fig. 2). Le nombre des noyaux répartis ainsi, dans chaque cellule, n'a rien de fixe ; il n'est pas rare de voir les deux cellules de l'ascogone renfermer chacune un nombre à peu près égal d'éléments nucléaires, quatre, cinq ou même six ; mais sur d'autres individus, nous trouvons une inégalité manifeste dans un sens ou dans l'autre ; la cellule basilaire possédera 7 ou 8 noyaux, alors que la cellule terminale n'en aura que quatre ou cinq ; nous avons vu, d'autre part, des cellules basilaires n'ayant que deux noyaux, alors que la supérieure en possédait quatre.

Toutes ces diverses manières d'être sont indiquées

nettement au moyen des nombreuses figures que nous donnons dans les Planches XXXV-XXXVI.

L'apparition de cette cloison de l'ascogone marque un stade important ; elle se produit exactement comme chez les *Pyronema ;* la seule différence consiste en ce que dans ce dernier genre, la cellule supérieure de l'ascogone a la forme d'un long tube, alors qu'ici cette cellule reste courte.

Dans le *Pyronema*, Kihlman avait établi que la cloison basilaire du trichogyne était formée avant l'anastomose de cet organe avec l'anthéridie ; il ne pouvait y avoir par suite transport de noyaux mâles dans le renflement de l'ascogone. Harper, *pour supprimer cette impossibilité, n'a rien trouvé de mieux que de supposer que cette cloison se détruit momentanément et se reforme ensuite* (1).

Nous savons que cette affirmation est fausse ; nous en avons donné la démonstration et nous y reviendrons (2) ; mais si quelques-uns n'étaient pas convaincus, qu'ils veuillent bien s'arrêter un instant avec nous à l'étude du *Monascus.*

La cloison de l'ascogone apparait, comme chez le *Pyronema,* avant la *mise en communication* avec le trophogone ; la similitude des deux organes, chez l'un et l'autre genre, rend cette concordance naturelle, en dehors même des observations positives que nous apportons.

Pour qu'une fécondation fût possible, il faudrait donc supposer que la fameuse cloison disparût un instant et se reformât ensuite. Mais ici, on n'oserait même pas formuler une hypothèse de cette nature, qui déjà était si invraisemblable pour le *Pyronema.*

Il est possible, en effet, chez le *Monascus*, de compter

(1) Harper : *loc. cit.*

(2) P.-A. Dangeard : *A propos d'une lettre du professeur Harper relative aux fusions nucléaires du* Pyronema confluens (Le Botaniste, 9e série).

les noyaux dans leurs compartiments respectifs. On ne s'étonnera pas de voir ceux de la cellule supérieure entrer en dégénérescence peu à peu et disparaître, puisque la même chose se produit dans le *Pyronema*, pour les noyaux du trichogyne ; mais on ne cherchera pas à invoquer une disparition *transitoire* de la cloison, pour le transport des noyaux mâles, puisque ceux-ci ont le plus souvent disparu depuis longtemps.

En résumé, les choses se passent ici exactement comme dans le *Pyronema* : *il n'existe aucune fusion nucléaire dans la cellule basilaire de l'ascogone, pour l'excellente raison qu'un obstacle matériel s'y oppose.*

« Dans la note préliminaire que nous avons publiée sur le genre *Monascus*, nous n'avions pas manqué d'insister sur ce fait que la formation de la cloison de l'ascogone est antérieure à l'anastomose ; c'était là un résultat des plus importants, puisqu'il permettait de trancher d'une manière indiscutable la question de fécondation.

« Voici ce que nous disions : L'anthéridie s'isole du thalle avec deux noyaux ordinairement ; ces noyaux se divisent et, plus tard, on trouve de 4 à 10 noyaux environ ; de même, l'ascogone débute avec un nombre d'éléments nucléaires qui varie de 2 à 5 ; plus tard, après division, il renferme de 6 à 12 noyaux en deux groupes ; la cloison *qui se forme avant l'anastomose de l'anthéridie* sépare l'ascogone en une cellule centrale renfermant 2, 4, 6 ou 8 noyaux et une cellule terminale, le trichogyne, qui en possède 4 ou 5. Or, on peut constater avec la plus grande certitude que les noyaux de l'anthéridie et du trichogyne subissent une dégénérescence sur place ; ceux de la cellule centrale seuls ont un rôle actif (1). »

Les partisans d'une fécondation à l'origine du périthèce

(1) P.-A. Dangeard : *La sexualité dans le genre Monascus* (Comptes Rendus Acad. Sc. n° 21, t. CXXXVI).

auraient dû s'incliner, semble-t-il, devant les faits ; si nous rappelons ici leur résistance, c'est afin de montrer qu'elle ne fut pas toujours conforme aux règles d'une critique bienveillante et éclairée.

Le professeur Harper avait reçu lui aussi des échantillons de *Monascus* ; il en confia l'étude à un de ses élèves. Celui-ci, dans une note qu'il a publiée (1), discute les résultats souvent contradictoires obtenus par Ikeno (2), Barker, H. Kuyper (3) ; notre travail est le seul qu'il ne cite pas, bien qu'il le connaisse, car il y fait allusion en ces termes : « Dangeard proposes now to assist us out of our difficulties by making Barker's Monascus à new species. » L'auteur prend à son compte ensuite nos résultats sur l'ordre d'apparition de la cloison de l'ascogone : « It appears likely that in some cases, at least; this fusion takes place after the cutting off of the tip of ascogonium, although Barker asserts that the act must take place before the wall ist thrown across. »

L'exactitude des faits contenus dans notre note à l'Académie des sciences se trouva cependant ainsi confirmée ; mais que va devenir, dans ces conditions, la prétendue fécondation de l'ascogone ? On va sans doute être obligé d'y renoncer, et ce sera le propre élève de Harper qui, nous rendant justice, se verra contraint de le reconnaître. *Nullement, car Olive, pour échapper à cette alternative, va tout simplement supposer que les hyphes ascogènes sont fournies par la cellule terminale* : « Lastly the frequence occurence in early stages of a comparatively large, deeply staining cell, lying to one side of the swollen central cell and not yet pressed into its indicates that this deeply staining

(1) Olive : *The Morphol. of Monascus purpureus* (Bot. Gaz., XXXIX, January 1905).

(2) Ikeno : *Ueber die Sporenbild. und syst. Stellung von* Monascus purpureus (Berich. deutsch. Bot. Gesell., Bd. XXI, 1903).

(3) Kuyper : *Die Perithecium-ontwikk. van* Monascus purpureus *Went en* Monascus Barkeri *Dangeard*, Amsterdam, 1904.

body is not a hypha with the origin Barker attributes to it, but is instead the cell above mentioned. Should this prove true, then the fertilised ascogonial cell is in reality the end cell, while the enormously swollen penultimate cell performs a sort of « nurse-cell » fonction, ultimately becoming entirely displaced, its contents digested and absorbed, by the ascogenous hyphæ developing within it (1). »

L'auteur se met ainsi en contradiction avec tous les faits connus : il ne tient pas compte davantage de notre description qui était pourtant fort claire : « Selon Barker, disions-nous, cette cellule centrale contient plus tard à son intérieur les filaments ascifères ; l'auteur n'a pas vu deux assises nutritives qui forment la paroi interne du périthèce comme dans le *Sphærotheca* ; ces assises, en effet, se désagrègent de bonne heure et entourent l'ascogone d'une couche de protoplasme qui est utilisé pour la nutrition des asques ; ceux-ci proviennent de simples cloisonnements successifs ; les asques possèdent chacun deux noyaux d'origine différente qui se fusionnent en un seul (2) ».

En présence d'une telle résistance (3), nous nous trouvons dans la nécessité de ne pas négliger un détail et de reproduire tous les stades intermédiaires dans le développement du périthèce.

Développement du périthèce et des asques. — Au moment où l'anastomose met en communication les deux articles copulateurs, trois cellules sont en présence : le *trophogone* d'une part, la *cellule terminale* et la cellule *basilaire* de l'ascogone d'autre part.

(1) E.-W. Olive : *loc. cit.*, p. 60.

(2) P.-A. Dangeard : *loc. cit.*, et le Botaniste, 9e Série, p. 29, 30.

(3) Nous avons plaisir à constater que, sur d'autres sujets, le professeur Olive s'est montré un observateur habile, dégagé des soucis d'école et préoccupé seulement des questions scientifiques.

Nous allons examiner les diverses manières d'être de ces cellules jusqu'à la formation du premier rameau recouvrant.

Un certain nombre de trophogones ont vu leurs noyaux entrer en dégénérescence au stade précédent ; on les retrouve avec un contenu vacuolaire, granuleux ; ils sont même parfois vides de protoplasma et comme flétris ; d'autres ont conservé leur protoplasma qui est alors fréquemment granuleux, réticulé ou même dense ; les nucléoles sont réduits à de petites granulations dispersées sans ordre ou groupées à l'extrémité du tube. Enfin, dans quelques rares trophogones, on peut encore compter à ce moment de six à huit noyaux, mais ceux-ci sont toujours en voie de dégénérescence.

Barker a admis une émigration des noyaux du trophogone à travers le canal de communication : « After fusion no doubt a migration of nuclei occurs from the latter into the ascogonium... in many cases nuclei appear to occupy the passage. At a slightly later stage when the canal is more easily seen and the central cell has been cut off by the formation of a wall, a nucleus can occasionally be found in the passage (1).

Rien n'empêche *a priori* une émigration de ce genre, car le pore est suffisamment large pour donner passage aux noyaux ; quelques-uns pourraient se trouver entraînés passivement par l'ouverture, avec le courant alimentaire qui par osmose contribue à assurer la nutrition de la cellule centrale. La chose se produirait qu'elle n'aurait pas d'autre importance, mais en fait, *elle n'aurait jamais qu'un caractère tout à fait exceptionnel, puisque souvent les noyaux ont déjà disparu quand le passage devient libre.* Un certain nombre de raisons nous conduisent à admettre que, même réduite à ces proportions, la migration des

(1) Barker : *loc. cit.*, p. 180.

noyaux n'a pas lieu. En effet, ceux-ci sont dispersés sans ordre dans le trophogone, et si l'un d'eux se trouve au voisinage du pore, c'est une simple question de hasard ; d'un autre côté, on n'observe aucune augmentation dans le nombre des éléments nucléaires de la cellule terminale ! Si les noyaux du trophogone émigraient dans cette cellule, il serait facile de constater cette différence numérique ; dans le cas de fusions nucléaires, on observerait une augmentation de volume des noyaux de fusion ; c'est précisément l'inverse qui se produit (Pl. XXV-XXXVI).

Etudions, en effet, cette cellule terminale ; après la formation de la cloison, on remarque que les noyaux de cette cellule perdent peu à peu leur chromatine, tandis que ceux de la cellule basilaire augmentent de volume ; le phénomène ne fait que s'accentuer après la mise en communication avec le trophogone. La cellule terminale est donc le siège d'un phénomène de dégénérescence analogue à celui qui a porté sur le trophogone ; on le suit très nettement ; le protoplasma se raréfie, devient granuleux, et un peu plus tard, après le développement des premiers rameaux recouvrants, il a complètement disparu avec ses noyaux (Pl. XXXV-XXXVI).

A cet égard, la cellule terminale de l'ascogone dans les *Monascus* se comporte donc exactement comme le trichogyne des *Pyronema* ; il en est de même pour le trophogone. Une étude superficielle et partielle seule peut expliquer l'idée que cet élément stérile fournira les hyphes ascogènes.

Pendant ce temps, les noyaux de la cellule basilaire dont le nombre ne va plus changer jusqu'au premier cloisonnement, augmentent de volume ; leur nucléole devient très gros et le cytoplasme qui les entoure reste dense et homogène ; il est de plus fortement chromatique. La ressemblance avec le système copulateur du *Pyronema* se continue donc complète jusqu'ici.

Il est très facile d'interpréter ces divers phénomènes ; la cellule centrale utilise un courant alimentaire venant par la voie du trophogone ; la chromatine des noyaux en dégénérescence est probablement reprise, après osmose, par les noyaux de la cellule centrale ; celle-ci, manifestement, se gorge de substances chromatiques qui vont lui être nécessaires pour le développement du gamétophore.

Les différences avec le *Pyronema* ne commencent qu'à partir de ce moment ; le développement du périthèce va se faire maintenant comme dans les Erysiphées.

Un premier rameau recouvrant se montre au-dessous de la cloison basilaire de l'ascogone ; il s'applique sur la cellule centrale et croît à sa surface jusqu'au voisinage de la cellule terminale qu'il laisse souvent libre : il produit alors latéralement des rameaux qui, en se ramifiant, entourent la cellule centrale d'une première assise ; un second filament recouvrant né de la même façon accompagne parfois le premier et contribue à former la première assise de revêtement. Ces filaments recouvrants se cloisonnent en articles qui sont tout d'abord plurinucléés (Pl. XXXVII).

Lorsque le périthèce ne possède encore qu'une assise à sa paroi, il est possible de retrouver la cellule terminale ; selon les cas, elle est complètement vide, ainsi que le trophogone, ou bien elle renferme encore quelques traces de cytoplasme et de granulations chromatiques : son aspect, ainsi que celui du trophogone, fait contraste avec celui de la cellule centrale et des filaments recouvrants (Pl. XXXVII, fig. 10).

Lorsque les filaments recouvrants croissent jusqu'au sommet de la cellule terminale, on éprouve de plus grandes difficultés pour la retrouver dans la suite ; mais on arrive cependant avec un peu d'habitude à reconnaître qu'elle se vide et que son rôle est terminé ; ce point ne saurait faire l'objet d'aucun doute.

La première assise du périthèce se trouve bientôt doublée en dedans d'une seconde assise qui a pour origine des ramifications des filaments recouvrants ; les articles contiennent un ou deux noyaux ; une troisième assise ne tarde pas à être formée dans les mêmes conditions, et toujours en ordre centripète ; nous n'avons retrouvé alors qu'un noyau par article ; ces derniers, ceux des deux assises les plus internes, sont d'ailleurs réunis en une sorte de pseudoparenchyme à éléments isodiamétriques et à contenu dense et homogène ; ce sont des assises nourricières et transitoires au même titre que celles qui existent dans le périthèce des Erysiphées (Pl. XXXVII, fig. 9-17).

Nous comprenons très bien que cette structure de la paroi du périthèce ait échappé à Ikeno et à Barker, parce que ces auteurs n'étaient pas prévenus de son existence ; nous croyons même inutile de discuter leur interprétation, puisque nous apportons des faits démontrés et non des probabilités ; mais ce que nous jugeons inadmissible, c'est qu'Olive, connaissant la note préliminaire que nous avions publiée, ait pu admettre la présence d'hyphes ascogènes à l'intérieur de la cellule centrale, reproduisant sans aucune excuse l'erreur de Barker : « That the structures growing within the cavity in the central cell are segments of ascogenous hyphæ, I have no doubt, therein I agree perfectly with Barker (1). »

Pendant que s'organise la paroi du périthèce avec ses trois assises, la cellule centrale de l'ascogone reste ordinairement sans modification sensible ; le nombre de ses noyaux est de deux, quatre ou six, comme précédemment ; le cytoplasme est toujours dense et chromatique ; il n'y a aucune erreur possible sur son identification ; ses dimensions n'ont même pas augmenté sensiblement ; elles

(1) Olive : *loc. cit.*, p. 60.

varient entre 6 et 15 μ, selon qu'il s'agit de la longueur ou de la largeur, ou encore d'individus différents. L'épaisseur de la paroi du périthèce atteint elle-même 10 μ en moyenne. La cellule stérile, dont nous avons vu la complète désorganisation, a maintenant disparu, écrasée par les rameaux recouvrants ; l'anthéridie elle-même n'est plus reconnaissable ; il ne reste donc que la cellule centrale entourée de la membrane du périthèce (Pl. XXXVII, fig. 13-17).

Les premiers cloisonnements de l'ascogone vont alors se produire ; rarement, la cellule centrale se divise sous une paroi à deux assises de cellules (Pl. XXXVII, fig. 12); le plus souvent, les trois assises sont complètement formées quand l'ascogone commence à se cloisonner ; les deux plus internes présentent même parfois déjà des symptômes évidents de désagrégation.

C'est cette dégénérescence précoce qui a causé l'erreur de Barker ; en effet, ces deux assises nourricières ont bientôt leurs parois digérées ; les cellules qui les composent perdent leur individualité ; leur contenu ne forme plus qu'une masse amorphe et réticulée qui entoure la cellule centrale ; dans cette masse, on rencontre encore au début des globules chromatiques qui représentent les noyaux des cellules désagrégées; la substance s'étend jusqu'à l'assise externe du périthèce qui est seule conservée.

On a ainsi l'illusion que sous la membrane unique du périthèce, se trouve une très grande cellule contenant du protoplasma réticulé avec nombreux noyaux et renfermant, en un point quelconque, une autre cellule en voie de cloisonnement.

Il y aurait ainsi deux cellules emboîtées, l'interne fournissant les hyphes ascogènes ; ce que Barker a pris pour la cellule centrale renflée énormément n'est *donc autre chose que la masse de protoplasma des deux assises nourricières en désorganisation.*

On comprend l'embarras de Barker, pour expliquer la présence des hyphes ascogènes dans cette prétendue cellule ; il est inutile que nous le suivions dans sa description, puisqu'elle n'a plus d'objet.

La véritable cellule centrale commence à se cloisonner perpendiculairement à son axe, comme il est facile de le vérifier quand la section passe au niveau du pédicelle ; si elle a quatre noyaux, chaque cellule en a deux ; si elle en possède huit, chaque cellule en a quatre ; puis un nouveau cloisonnement donne des articles à deux noyaux.

L'ascogone, en se cloisonnant, s'accroît aux dépens des assises nourricières ou de la masse protoplasmique qui en provient ; il peut s'enrouler en peloton (Pl. XXXVIII, fig. 8).

Les articles de l'ascogone bourgeonnent des rameaux plus petits dont les cellules articulées en chapelet ont un contour elliptique ; on compte deux noyaux dans la plupart d'entre elles, nous ne pouvons cependant affirmer que cette structure soit générale. D'après ce que l'on sait par ailleurs, il est pourtant probable que la structure binucléée se maintient depuis le cloisonnement de l'ascogone.

Les articles se dissocient de bonne heure dans la gelée nourricière qui les entoure, et la disposition qu'ils affectent dans les sections est par suite très irrégulière ; à côté des diplogamètes, on trouve entremêlées des cellules stériles en voie de désorganisation.

Le nombre des diplogamètes d'un périthèce est extrêmement variable ; dans les petits, il est peu élevé ; par contre, certains gros périthèces en renferment plus d'une vingtaine.

Nous sommes loin de *la structure monosporangiale attribuée par quelques-uns au périthèce des Monascus*.

Les gros périthèces atteignent jusqu'à 50 μ en diamètre et ils peuvent contenir plus d'une centaine de spores ;

la maturité ne se fait pas simultanément dans tous les asques (Pl. XXXVIII, fig. 11) ; à côté d'asques mûrs, on trouve des diplogamètes dans lesquelles la fusion des noyaux n'est pas encore faite.

Nous avons pu suivre ainsi, souvent dans le même périthèce, la formation des œufs par fusion des noyaux dans les diplogamètes et le développement de ces œufs en sporogones, c'est-à-dire en asques.

Après la fusion nucléaire, l'œuf augmente de diamètre ; la taille des diplogamètes ne dépasse guère 5 μ ; celle de l'œuf atteint vite 8 à 9 μ, et l'asque avec ses spores 12 μ environ ; le protoplasma de l'œuf, pendant cette augmentation de volume, se dispose d'abord en croissant sous la paroi, et le noyau unique, à ce moment, grossit et montre un gros nucléole très chromatique ; ce noyau subit trois bipartitions successives ; à la dernière, on voit les huit noyaux espacés dans un cytoplasme dense.

A cause de la petitesse de ces formations, il nous a été impossible de donner les détails de la sporulation ; quand les huit spores apparaissent au centre de l'asque, elles ont une forme allongée et un contour sensiblement elliptique ; un noyau est nettement visible au centre de chacune d'elles ; mais en dehors de ces spores, nous n'avons pas vu trace d'épiplasme ; la membrane des asques est encore mince et incolore.

A maturité, ces spores ont une membrane épaisse colorée en rouge brun ; elles ont alors 8 μ de longueur sur 5 μ de largeur. Barker n'a pas vu un petit sillon incolore caractéristique qui s'étend d'une extrémité à l'autre de la spore.

Ces spores sont mises en liberté à l'intérieur même de l'asque par destruction de la paroi mince du sporogone et elles se disposent irrégulièrement dans la substance gélatineuse qui remplit la cavité du périthèce.

Lorsque tous les asques ont ainsi mûri leurs spores, le

périthèce ne comprend plus qu'une enveloppe brune sans structure provenant de la cutinisation de l'assise externe et des produits de désorganisation qui sont venus s'y ajouter du dedans ; puis une masse de spores remplissant la cavité ; tout le reste a disparu.

On comprend qu'un certain nombre d'auteurs ne trouvant que cette unique enveloppe avec les spores libres, aient pris ce périthèce pour un sporange : c'est le mérite de Barker d'avoir réussi à prouver l'existence de nombreux asques dans le genre *Monascus* ; en lui dédiant cette espèce, nous avons voulu rappeler la contribution importante qu'il a fournie à l'étude des *Monascées*.

Cette espèce nous a montré un certain nombre d'anomalies, les unes concernent le trophogone, d'autres s'appliquent à l'ascogone.

Tandis que le trophogone est ordinairement simple et de forme cylindre, par exception, on en trouve qui sont vésiculeux et cloisonnés ; d'autres sont ramifiés (Pl. XXXIV, fig. 2) ; ce dernier cas est rare, il est vrai.

Lorsque le trophogone est cloisonné, la cellule supérieure peut être transformée en conidie ou chlamydospore ; c'est alors la cellule inférieure qui se met en contact avec la cellule stérile de l'ascogone (Pl. XXXIV, fig. 1). Rappelons enfin que le trophogone qui se trouve ordinairement en contact sur une partie de sa longueur avec l'ascogone, en est parfois assez distant pour qu'aucune communication puisse s'établir avec l'ascogone (Pl. XXXIV, fig. 3, 4, 5).

L'ascogone, de son côté, est susceptible de montrer non seulement des modifications de forme, mais aussi un changement complet de destination ; nous avons rencontré des ascogones très allongés, en forme de colonnes, ayant un peu l'aspect des ascogones du *Penicillium vermiculatum* (Pl. XXXIV, fig. 7, 10).

Des cas intéressants sont ceux où l'ascogone, au lieu de

suivre son évolution normale, se transforme tout simplement en chlamydospore (Pl. XXXII, fig. 6, 7, 8).

Signalons enfin les cas curieux de périthèces jumeaux; nous en avons représenté un (Pl. XXXIV, fig. 6) au début de sa formation ; on y voit deux ascogones et deux trophogones placés symétriquement à l'extrémité d'un rameau ; dans chacun des appareils, le premier rameau recouvrant commence à se ramifier.

Notons encore pour clore cette série d'anomalies un périthèce normal qui présente une chlamydospore à peu de distance de sa base (Pl. XXXII, fig. 10), et enfin un début de périthèce, probablement sans trophogone (Pl. XXXIV, fig. 12). L'absence complète de trophogone nous a paru être excessivement rare.

Nous n'avions pas dans les espèces précédemment étudiées rencontré des déviations aussi étendues de l'appareil initial du périthèce ; toutes viennent corroborer d'ailleurs le fait dûment établi de l'absence de tout acte sexuel à l'origine du périthèce.

2° *Monascus purpureus* Went.

Nous nous sommes procuré cette espèce par l'obligeant intermédiaire de M. Treub, le savant Directeur du Jardin Botanique de Java.

Went, qui le premier a fait connaître cette espèce (1), l'avait obtenue au moyen d'une substance appelée « ângquac », qui est importée de Chine et qui sert à Java pour colorer en rouge diverses substances alimentaires.

Cette substance provient de grains de riz qui sont pénétrés dans toutes les directions par le mycélium d'un Champignon qui possède un pigment couleur rouge pourpre.

(1) Went : *Monascus purpureus* (Ann. Sc. Nat., Bot., série VIII, vol. I).

Went a isolé ce Champignon et lui a donné en le décrivant le nom de *Monascus purpureus* ; nous avons nous-même, au moyen de l'âng-quac qui nous avait été envoyé, obtenu des cultures pures de ce *Monascus* que nous avons étudiées comparativement avec celles qui nous avaient été fournies par Barker. Ayant reconnu entre elles de sensibles différences, nous avons donné à la dernière espèce le nom de *Monascus Barkeri*, sous lequel elle est maintenant connue.

L'apparence des cultures permet déjà de distinguer les deux espèces ; tandis que celles du *Monascus Barkeri*, tout d'abord incolores, prennent au bout de deux ou trois jours une teinte cendrée qui est due à la membrane brune des conidies et des périthèces, celles du *Monascus purpureus* commencent au même moment à prendre une teinte rougeâtre qui ne fait que s'accentuer par la suite, passant au rouge pourpre. C'est surtout dans les cultures sur tranches de pommes de terre que la distinction s'accuse ; avec le *Monascus Barkeri*, au bout de huit jours la culture a conservé sa teinte grise, la surface n'est pas déformée, tandis qu'avec le *Monascus purpureus* la culture a une couleur rouge ou jaune ocre, la surface en est déformée et boursouflée.

Il est bon de remarquer que les ensemencements de la première espèce sur gâteau de riz ont une tendance à produire aussi un pigment rouge ; mais la différence de coloration est toujours très grande et la teinte rougeâtre n'apparaît que tardivement.

D'une façon générale, le *Monascus Barkeri* fournit des conidies en nombre considérable, alors que les périthèces sont moins nombreux ; le contraire s'observe chez le *Monascus purpureus*, où les périthèces sont très nombreux, alors que la formation des conidies est restreinte.

Le pigment rouge du *Monascus purpureus* est réparti irrégulièrement dans les articles du thalle, dans les

conidies et dans les périthèces ; tandis que certaines portions du thalle, quelques conidies et de nombreux périthèces ont leur protoplasma imprégné de ce pigment, d'autres restent incolores, sans qu'il soit toujours facile d'en saisir la cause.

La *formation des conidies* a été suivie par Went, qui a distingué des conidies en chapelet, des chlamydospores isolées et terminales et des oïdies.

En réalité, toutes ces formations, qu'on les appelle conidies ou chlamydospores, ressemblent à celles du *Monascus Barkeri* ; elles sont terminales ou intercalaires, isolées ou en chapelet (Pl. XL, fig. 1, 3) ; elles ont plusieurs noyaux renfermés dans un protoplasma oléagineux ; elles sont parfois colorées en rouge, la membrane restant incolore.

Le *développement du périthèce* a donné lieu à des remarques intéressantes de Went ; mais le progrès des études histologiques exigeait de nouvelles recherches.

Kuyper qui, depuis notre note préliminaire, a publié un mémoire sur les *Monascus* (1), figure deux exemples dans lesquels le cloisonnement de l'ascogone est terminé avant tout contact avec la prétendue anthéridie ; ayant ainsi confirmé nos résultats, il en tire avec raison cette conséquence : « Auch diese Thasache macht das normale Vorkommen einer Befruchtung, wie Dangeard schon bemerkt hat, sehr zweifelhaft. »

Malheureusement cet auteur, faute d'avoir pu observer un nombre suffisant de stades, commet un certain nombre d'erreurs qu'il nous paraît inutile de relever en détail : nous préférons indiquer la marche exacte du développement qui dans ses grandes lignes reproduit celle que nous avons donnée à propos du *Monascus Barkeri*.

Il est facile de se rendre compte tout d'abord du plus

(1) Kuyper : *loc. cit.*

grand nombre de périthèces qui se rencontrent dans le *Monascus purpureus* ; en effet, ces périthèces se forment non seulement à l'extrémité des filaments mycéliens, mais on en trouve fréquemment sur le trajet de ces filaments (Pl. XXXIX, fig. 1, 3, 6) ; un rameau joue le rôle d'ascogone et rampe sur l'article supérieur du filament qui sert de trophogone ; nous avons rencontré un filament qui portait un appareil copulateur à ses trois dernières cloisons ; à la première cloison s'étaient développés du côté supérieur le trophogone, du côté inférieur l'ascogone ; à la seconde cloison, l'axe se terminait par un trophogone et un ascogone, mais une branche continuait l'axe portant elle-même deux rameaux copulateurs (Pl. XXXIX, fig. 3).

Il suffit de jeter un coup d'œil sur nos dessins pour se convaincre que le trophogone et l'ascogone se comportent comme dans le *Monascus Barkeri* ; les deux éléments s'isolent par une cloison basilaire avec deux ou trois noyaux ; le trophogone en renferme plus tard de 4 à 8 ; mais ils ne tardent pas à entrer en dégénérescence et en même temps le cytoplasme se raréfie. L'ascogone possède, quand il se cloisonne, de 6 à 12 noyaux qui se trouvent répartis dans la cellule terminale et la cellule basilaire, en nombre variable (Pl. XXXIX).

Rien n'est plus facile que de trouver, dans cette espèce, des ascogones cloisonnés, n'ayant aucun contact avec le trophogone ; on ne viendra donc plus, il faut l'espérer, parler de fusions nucléaires à ce stade (Pl. XXXIX, fig. 12, 13).

Le trophogone, quand l'ascogone est éloigné, présente fréquemment une protubérance dirigée du côté de la cellule terminale. Le même fait a été signalé par Barker chez le *Monascus Barkeri*, et il l'a interprété comme une preuve du rôle actif du trophogone dans la formation de l'anastomose. Cette conclusion est assez naturelle ; mais il nous

paraît que l'affinité est réciproque ; ainsi que l'atteste la direction prise par chacun des rameaux, nous devons même faire remarquer que cette affinité est ici moins marquée que dans l'espèce précédente ; chez le *Monascus Barkeri*, en effet, les deux rameaux sont généralement en contact intime sur toute leur longueur, tandis que ceux du *Monascus purpureus* restent plus souvent indépendants, sauf au niveau de l'anastomose. Au moment où cette anastomose s'établit, la membrane se gélifie des deux côtés sur un espace circulaire et elle se détruit ; mais il nous est impossible de dire lequel des rameaux fournit le ferment digestif.

Le développement ultérieur du périthèce se fait exactement comme dans le *Monascus Barkeri* ; la cellule terminale de l'ascogone disparaît et la cellule basilaire se trouve enveloppée de filaments recouvrants qui forment finalement trois assises de pseudo-parenchyme ; les deux assises internes se détruisant de très bonne heure, forment autour de l'ascogone cette couche protoplasmique qui a trompé Kuyper aussi bien que Barker ; c'est dans cette couche que l'ascogone se cloisonne, puis bourgeonne en cellules binucléées (Pl. XL, fig. 4-10) ; ces cellules binucléées, isolées dans la substance gélatineuse provenant de la destruction des assises nourricières et de la désorganisation des cellules stériles de l'ascogone, sont des diplogamètes ; elles forment chacune un œuf ayant d'abord un gros noyau unique qui se divise, par trois bipartitions, en huit noyaux qui sont ceux des spores. C'est une combinaison de ces divers états que Kuyper a figurée, mais sans pouvoir l'interpréter ; c'est par erreur également qu'il a cru que le noyau unique des spores pouvait se fragmenter en nombreux petits noyaux.

Les figures données par cet auteur sont, en somme, assez exactes, et il suffit pour les comprendre d'en rectifier l'interprétation à l'aide de notre propre description ; les

cellules elliptiques à deux noyaux sont des diplogamètes ; celles qui sont arrondies et plus grosses avec un seul noyau sont des œufs, et les grandes cellules sporifères sont des asques ; des granules chromatiques pressés les uns contre les autres dans les spores ont été confondus avec de véritables éléments nucléaires.

Les histologistes doivent toujours se tenir en garde contre les apparences dues à ces grains, surtout quand on emploie l'hématoxyline d'Heidenhain et la triple coloration de Flemming.

En résumé, cette petite famille des Monascées est maintenant connue à la fois dans sa structure et son développement. Elle doit être placée au niveau des Gymnoascées, des Aspergillées et des Pénicilliées dont elle possède les caractères généraux.

Au point de vue de la structure du thalle et de l'aspect général, les *Monascus* semblent être, comme les Gymnoascées, plus voisins de l'ancêtre ascomycète que les *Penicillium* par exemple ; on y trouve, en effet, des articles à nombreux noyaux, et une reproduction asexuelle au moyen de spores qu'il est difficile de qualifier d'une façon très exacte. Nous les avons désignées dans nos descriptions sous le nom de conidies ou de chlamydospores pour nous conformer à la terminologie employée jusqu'ici ; mais, en réalité, il ne s'agit nullement de conidies analogues à celles des Aspergillées et des Pénicilliées qui doivent leur naissance à un bourgeonnement de cellules mères. Chez les *Monascus*, chaque spore semble plutôt correspondre à un sporange tout entier de Siphomycète ; cette assimilation résulte non seulement de la structure plurinucléée de ces spores, mais encore de leur mode de formation à l'extrémité de rameaux ; les formations intercalaires en chainettes se rapprochent d'un autre côté des oïdies proprement dites qui résultent d'une fragmentation des articles du thalle. A tout prendre, il

serait certainement préférable de désigner ces spores ou ces chlamydospores sous le nom d'oïdies, en limitant, comme nous l'avons proposé déjà, le nom de conidies aux spores qui proviennent d'une cellule-mère par bourgeonnement.

Tandis que les conidies correspondent aux spores d'un sporange au point de vue de l'équivalence des organes, une oïdie correspond ici au sporange lui-même tout entier.

Dans ces conditions, nous sommes autorisé à dire que trophogones et ascogones sont bien, chez les *Monascus* ainsi que dans les autres espèces, des gamétanges non fonctionnels ; comme les oïdies, ils occupent l'extrémité des rameaux ; comme les oïdies, ils peuvent se transformer en chlamydospores.

La manière d'être du trophogone et de l'ascogone chez les *Monascus* mérite de fixer un instant notre attention. L'anastomose en elle-même n'a qu'une faible importance ; elle nous rappelle cependant que chez l'ancêtre ascomycète, la fécondation avait lieu comme dans un *Peronospora* ou un *Myzocytium* ; le caractère de cette anastomose, sa position déterminée, ne permettent pas, en effet, de la confondre avec les autres anastomoses du thalle ; cette perforation s'est conservée ici, comme chez le *Penicillium vermiculatum* : elle a disparu ailleurs le plus souvent. Peu importe, au fond, que le courant nutritif soit transmis par cette perforation ou par osmose, puisqu'il n'existe plus d'acte fécondateur à ce stade. Mais la séparation de l'ascogone en une cellule supérieure stérile et une cellule basilaire fertile représente une complication de l'appareil initial, une acquisition nouvelle ; comment devons-nous l'interpréter ?

Il ne saurait, bien entendu, être question de comparer comme on l'a fait cette cellule stérile à un trichogyne de Floridée ; les rapports entre l'appareil initial du périthèce chez les Ascomycètes et l'appareil reproducteur

des Floridées sont ceux qui peuvent exister entre organes sexués fonctionnels et organes non fonctionnels. La parenté est fort éloignée ; elle n'est autre que celle qui remonte aux premières origines de la sexualité chez les Algues et les Champignons. La ressemblance, si faible soit-elle, est donc purement accidentelle entre le trichogyne des Floridées et la cellule stérile ; en entrant dans le détail, on se rendrait compte facilement que les deux organes sont très différents au point de vue de la structure et du fonctionnement.

Par contre, nous sommes autorisé à comparer l'ascogone et le trophogone des *Monascus* à ceux des *Ascodesmis* et des *Pyronema*, qui pourtant appartiennent au groupe des Curvascées. La ressemblance des appareils est frappante à tous égards, et la conclusion qu'on pourrait en tirer est que les Curvascées se sont détachées de bonne heure des Rectascées par l'intermédiaire d'un type analogue aux *Monascus*.

Mais quelle peut bien être la signification de cette cellule stérile et comment a-t-elle pu prendre naissance au cours de l'évolution ?

En jetant un coup d'œil sur le développement que nous avons tracé des Gymnoascées, des Pénicilliées et des Aspergillées, nous voyons que l'ascogone montre souvent une tendance à un cloisonnement précoce ; ainsi, chez le *Penicillium vermiculatum* par exemple, des cloisons sont déjà apparues dans le haut de l'ascogone, alors que le trophogone n'a pas encore effectué son anastomose au niveau du tiers inférieur de l'ascogone. Supposons un instant que le trophogone étant plus long, l'anastomose ait lieu avec l'article supérieur déjà formé, on aura un appareil qui ressemblera à celui du *Monascus*. On pourrait aussi invoquer le cas de l'*Eurotium* chez les Aspergillées où l'ascogone se *prolonge* en une cellule stérile plus ou moins longue.

Il ne faut donc voir dans la disposition de l'appareil initial du périthèce des *Monascus* qu'un caractère fixé dont l'origine n'a rien d'obscur ni d'aberrant.

Pour le reste, rien d'important dans le développement du périthèce ne différencie cet organe de celui des *Eurotium*, par exemple ; nous trouvons ordinairement deux rameaux copulateurs qui en se ramifiant forment d'abord la première assise de la paroi ; les deux autres assises se forment en ordre centripète ; puis il y a gélification de ces assises, sauf en ce qui concerne la plus externe ; il n'y a donc comme différence insignifiante qu'une gélification plus rapide et plus complète de la paroi des *Monascus*.

L'ascogone lui-même se comporte comme chez l'*Eurotium* dans ses cloisonnements, et il fournit un nombre plus ou moins considérable de diplogamètes, selon le degré de ramification du gamétophore; les asques qui proviennent de ces diplogamètes ne diffèrent pas sensiblement de ceux des Aspergillées.

Ce sont là des résultats qu'on n'était guère en droit de prévoir, alors que parmi les auteurs qui ont étudié les *Monascus*, les uns considéraient le périthèce comme un simple sporange, pendant que les autres admettaient l'existence d'une cellule centrale de l'ascogone, à *l'intérieur de laquelle* se formaient des hyphes ascogènes — phénomène absolument inconnu jusqu'ici — de nous tout au moins.

En résumé, nos observations ont montré :

1° Qu'aucune fécondation ne se produit à l'origine du périthèce des *Monascus*. Sur ce point, aucun doute n'est possible ; la cellule ascogène n'est à aucun moment en communication directe avec le trophogone ; nous avons suivi, dans de très nombreux exemples, la dégénérescence des éléments nucléaires du trophogone et de la cellule stérile.

La ressemblance entre l'appareil initial du périthèce des *Monascus*, des *Ascodesmis* et du *Pyronema confluens* donnera plus de force encore, s'il était nécessaire, aux conclusions identiques que nous aurons à développer à propos de ces deux derniers genres.

2° Non seulement l'appareil sporifère des *Monascus* n'est pas un sporange, mais les caractères de son périthèce, contrairement aux observations de Barker, d'Ikeno et de Kuyper, correspondent très exactement à ceux des autres Périsporiacées ; les erreurs d'interprétation commises à ce sujet, par de très bons observateurs, avaient pour cause la dégénérescence et la gélification précoce des assises transitoires et aussi, il faut bien le dire, la grande difficulté que présentait ce sujet d'études.

ÉRYSIPHÉES.

La famille des Erysiphées présente un intérêt spécial au point de vue de l'histoire de la sexualité : c'est en étudiant le *Sphærotheca Castagnei* que de Bary conçut l'idée de cette théorie qui porte son nom et qui a fait tant de bruit dans la dernière moitié du XIX[e] siècle.

De tous les exemples étudiés dans la suite par de Bary et ses élèves, celui du *Sphærotheca Castagnei* était le plus souvent invoqué ; il était difficile, en effet, de ne pas reconnaître les analogies étroites que présentent les deux rameaux par lesquels débute le périthèce avec l'anthéridie et l'ascogone des Péronosporées.

De Bary avait constaté que chez le *Sphærotheca* l'anthéridie reste toujours séparée de l'archicarpe par une membrane ; il était donc obligé d'admettre une *fécondation par simple contact* ; avec les progrès de nos connaissances sur la sexualité, cette opinion avait perdu toute valeur. Nous savons, en effet, maintenant que les phénomènes sexuels exigent l'union de deux gamètes, de deux

énergides qui fusionnent leurs noyaux en un noyau double, d'où la nécessité d'une réduction chromatique s'effectuant à un stade déterminé du développement de l'être.

Lors de la découverte d'une reproduction sexuelle chez les Champignons supérieurs, ayant rencontré les caractères essentiels de la sexualité au moment de la formation de l'asque et de la baside, nous n'avions pas eu à nous préoccuper de l'appareil initial du périthèce, puisque, selon de Bary lui-même, aucun échange de noyaux n'était possible entre les deux rameaux copulateurs.

Mais cette situation ne devait pas durer longtemps. Bientôt Harper, élève de Strasburger, publie ses recherches sur le *Sphærotheca Castagnei* (1) et l'*Erysiphe communis* (2). En quelques lignes, il signale l'existence d'une perforation entre l'anthéridie et l'oogone du *Sphærotheca Castagnei* ; le noyau de l'oogone est plus gros que les noyaux végétatifs, tandis que le noyau de l'anthéridie est plus petit. Le noyau mâle passe à travers la perforation et il va se fusionner, au milieu de l'oogone, avec le noyau femelle ; le protoplasma de l'anthéridie, après le départ de son noyau, persiste, et il se trouve en communication directe avec celui de l'oogone ; puis très vite, la perforation se trouve fermée par une nouvelle membrane, et, dans l'anthéridie, on ne trouve plus qu'une faible quantité de protoplasma. Des conclusions analogues étaient formulées à propos de l'*Erysiphe communis*.

Ces résultats, *s'ils avaient été exacts*, auraient eu une grande importance : la théorie de de Bary se serait imposée nécessairement, puisque le rôle sexuel des deux rameaux accolés se trouvait démontré par la fusion nucléaire annoncée.

(1) Harper : *Die Entw. des Peritheciums bei Sphærotheca Castagnei* (Bericht. d. deut. Bot. Gesellsch., janvier 1896).

(2) Harper : *Ueber das Verhalten der Kerne bei der Frucht. einiger Ascomyceten* (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXIX, Heft 4, 1896).

On s'efforçait ouvertement, d'un autre côté, de jeter le discrédit sur nos recherches et la karyogamie était considérée comme un simple phénomène végétatif, destiné peut-être à faciliter les trois bipartitions successives du noyau de l'asque et la formation des spores. « Welche Bedeutung der Verschmelzung der Kerne in den jungen Ascen beizulegen ist lasst sich noch nich sagen. Doch scheint es sicher, dass sie nicht als ein Geschlechtsact aufgefasst werden darf. Eher mag sie als eine vegetative Vereinigung von gleichwerthigen Kernen betrachtet werden; sie deutet auf eine Vorbereitung für die rasch aufeinander folgenden Theilungen des Ascuskernes und die Abgrenzung von den acht Ascosporen hin (1). »

Même dans l'hypothèse la plus favorable, c'était faire trop bon marché de l'existence générale d'une seconde fusion nucléaire chez les champignons supérieurs. Les noyaux des Mycètes ont, comme ceux des autres êtres, un nombre constant de chromosomes ; leur union dans une lignée germinale entraîne la nécessité d'une réduction chromatique ; outre qu'il s'agissait d'un phénomène jusqu'ici totalement inconnu chez les êtres vivants, ses ressemblances avec la sexualité ordinaire réservaient de toute façon aux fusions nucléaires des Mycètes une place à part en biologie générale.

La question va se trouver nettement posée dès le début. Harper soutient qu'il existe encore une fécondation à l'origine du périthèce : nous affirmons que les organes qui ont été découverts par de Bary sous le nom de pollinodes et d'ascogones *ne sont plus fonctionnels* et que la fécondation est reportée plus loin à l'origine des asques.

Dans cette controverse, nous n'avons rien épargné pour arriver à la certitude absolue ; notre adversaire pourrait-il en dire autant et n'a-t-il rien à se reprocher ?

(1) Harper : *Ueber das Verhalten, loc. cit.*, p. 675.

Chacun sera à même de se faire une opinion personnelle, car les éléments d'appréciation ne manquent pas.

Dans le mémoire que nous avons publié au sujet du *Sphærotheca Castagnei* (1) en réponse à celui d'Harper, nous examinions sous toutes leurs formes les relations de l'ascogone et du pollinode ; nous avions établi la structure de ces organes sur une longue série de couples à tous les stades, à tous les états ; nous avions vu qu'en aucun cas le noyau de la pseudo-anthéridie ne pénètre dans l'ascogone; il dégénère sur place plus ou moins tôt Bien mieux, nous avions retrouvé ce noyau nettement caractérisé dans sa cellule, alors que l'ascogone possédait déjà deux noyaux, ce *qui impliquait nécessairement l'absence de toute fécondation :* alors qu'Harper indiquait une fusion nucléaire tout à fait précoce, précédant l'apparition des filaments recouvrants, nous trouvions sur de nombreux exemples la première assise de la paroi du périthèce à moitié constituée, alors que le noyau de la prétendue anthéridie était encore nettement visible avec son nucléole et ses quelques granulations chromatiques. Nous établissions ainsi de la façon la plus certaine que les organes signalés par de Bary à l'origine du périthèce des Ascomycètes n'étaient pas fonctionnels ; mais nous évitions de nous prononcer sur l'homologie de ces organes.

En pareil cas, tout autre qu'Harper aurait repris ses expériences sur le *Sphærotheca ;* il les aurait complétées tout au moins, car il ne faut pas oublier que la fusion qu'il avait annoncée se réduisait à un schéma, ne comportant que deux ou trois figures d'interprétation douteuse, alors qu'une série de dessins analogues aux nôtres et un complément d'information s'imposaient.

(1) P.-A. Dangeard : *Second mémoire sur la reproduction sexuelle des Ascomycètes* (Le Botaniste, 5e série).

L'auteur, qui doit être nettement fixé sur le degré de certitude de ses propres observations, a cherché à dérouter l'opinion par une critique des plus acerbes, et on peut le dire des plus injustes : quelques citations suffiront pour en montrer l'esprit :

« In an attempt to discredit the results of my study of *Sphærotheca* Dangeard has investigated the same form and has published a paper with numerous illustrations, quite a number of which might have been copied from my own figures (1). »

Nous nous rappelons encore l'impression pénible éprouvée à la lecture de ce passage qui appréciait si durement notre désir d'élucider une des questions les plus importantes de la biologie, et qui nous attribuait un plagiat, alors que tous nos dessins avaient été faits à la chambre claire : *nous les avons d'ailleurs conservés !*

Dans notre mémoire, nous avions fait remaquer que sur les dessins fournis par Harper, les deux noyaux destinés à se fusionner sont de taille très inégale : au moment de la conjugaison, l'auteur les représente cependant de même grosseur et de même structure; des explications étaient nécessaires, disions-nous ; voici ce qu'Harper répond :

« It should not howerer, be necessary to point out to a student of fertilization-phenomena that it is an extremely common condition in both plants and animals to find not only the nucleus, but the entire male cell at certain stages much reduced in volume, and that it is not at all uncommon to find that the sperm-nucleus has increased in volume at the time when it unites with egg-nucleus (2). »

Ce n'est pas là une explication de l'anomalie que nous signalions dans les dessins d'Harper ; nous savons très

(1) Harper : *Sexual Reproduction* in Pyronema confluens (Annals of Botany, vol. XIV, p. 327).

(2) Harper : *Sexual Reproduction* in Pyronema... *loc. cit.*, p. 331.

bien qu'il existe très fréquemment une différence de taille entre le noyau spermatique et le noyau femelle, — *Toxopneustes*, *Zamia*, etc., etc.; de même, nous n'ignorons pas que, dans son trajet à travers l'oosphère, le noyau spermatique peut augmenter sensiblement de volume; l'inégalité primitive persiste cependant plus ou moins atténuée, mais réelle; dans les cas les plus favorables, comme ceux de l'*Œdogonium* et des *Fucus*, la distinction des deux noyaux copulateurs n'offre jamais la moindre difficulté. Nous citons volontiers l'*Œdogonium*, parce que cet exemple au point de vue des dimensions respectives des organes et des noyaux se rapprocherait assez du *Sphærotheca*.

Harper aurait donc pu reconnaître qu'en effet il est assez extraordinaire qu'un noyau, par le seul fait de son entrée dans l'oogone, triple ou quadruple son volume et devienne complètement semblable au noyau de l'oogone, alors qu'un instant auparavant, les différences de structures étaient considérables ; au lieu de cela, il se borne à invoquer notre ignorance des phénomènes de fertilisation.

Tout à l'heure, il incriminera nos méthodes et nos procédés de travail :

« Dangeard claims to have examined so much material that this purely negative result must be accept as a final and indisputable proof that the conjugation which he fails to find does not exist. In spite of this certainty, however I am quite convinced that a more protracted and painstaking search and better methods would have brought to light the stages in developpment which Dangeard failed to find (1). »

Le paradoxe est évident puisque, à l'appui de nos affirmations, nous apportions en grand nombre ces stades qui manquaient précisément dans le travail de notre contradicteur : *ces prétendues anthéridies conservant leurs noyaux*

(1) Harper : *loc. cit.*, p. 330.

jusqu'à la formation des filaments recouvrants et jusqu'au cloisonnement du noyau de l'ascogone. Et tandis qu'Harper emploie exclusivement des matériaux sectionnés après inclusion dans la paraffine, nous avons utilisé simultanément cette première méthode et l'observation directe des organes sans inclusions ni sections. Nous affirmons de la façon la plus formelle que cette dernière méthode nous a toujours mieux réussi pour l'étude des relations de l'ascogone et du pollinode ; seule elle permet d'établir pour chaque coupe la structure exacte des cellules et d'y fixer la position des noyaux à chaque instant du développement ; les sections laissent prise davantage à l'interprétation et par suite à l'erreur.

Si nous donnons ces détails, c'est qu'Harper n'a pas abandonné la lutte : excellent histologiste, ayant à son actif de jolies découvertes sur le développement des spores dans l'asque, il s'est acharné à vouloir faire admettre une fécondation de l'ascogone ; nous nous sommes souvent demandé s'il était lui-même persuadé de la chose ; en tout cas, les apparences sont contre lui. En effet, les recherches qu'il a publiées ensuite sur le *Pyronema confluens* étaient encore de nature à égarer l'opinion pendant de longues années, et si la chose n'a pas lieu, c'est parce que nous avons suivi notre adversaire sur ce nouveau terrain. Harper, en effet, annonce qu'il a découvert des fusions nucléaires s'effectuant entre les nombreux noyaux de l'anthéridie et ceux de l'oogone.

Nous avons prouvé — et nous reviendrons plus loin sur ce développement — que chez le *Pyronema confluens*, l'appareil initial est constitué de telle sorte que les *fusions nucléaires* y sont complètement impossibles ; les relations entre le trophogone et l'ascogone sont, en effet, celles que nous venons d'étudier chez les *Monascus*.

En d'autres termes, nous apportons les preuves qu'Harper, pour les besoins de sa cause, continue à nous tromper

à propos de cette fécondation de l'ascogone. Cette fois, la réponse équivaut à l'abandon de la position : on n'incrimine plus nos méthodes ; on n'ose même pas aborder la discussion des objections ; on se borne, en réponse à nos objurgations pressantes, d'écrire ceci :

« Dangeard maintains that he can no find the stage when fusion takes place in Pyronema, but *negative evidence* on a point of this kind when unaccompanied by positive results as to further details of cell and nuclear structure and behavior, *are of little value*. Meanwhile, we may be sure that morphologically, in its relation to the fruiting bodies in other groups of fungi or algae, the ascocarp is to be interpreted as originating from a sexual apparatus. This fact will not be altered by the discovery of forms in which by apogamy or parthenogenesis, the sexual cells have either been modified in form or become functionless (1). »

Ne vaudrait-il pas mieux avouer simplement qu'on s'est trompé ? D'autant mieux que l'accord ne peut manquer de se faire sur l'homologie des organes ; ces organes pas plus que les sporanges ne sont restés fonctionnels ; spores et gamètes ont vu leur formation reportée plus loin, soit sur des conidiophores et des pycnides, soit sur des gamétophores et des périthèces. Vouloir persister à découvrir une fécondation de l'oogone par l'anthéridie, coexistant dans une même espèce avec un perithèce, équivaut à rechercher dans un renflement d'*Aspergillus* des spores endogènes se produisant simultanément avec les conidies.

Harper ne se rend pas compte du fait, et aussitôt qu'un exemple lui échappe, il en cherche un autre : il s'en fait un bouclier jusqu'au moment où, complètement découvert, il devra renoncer à son exercice favori.

(1) Harper : *Sexual Reproduction and the Organization of the Nucleus in certain Mildews*, 1905, p. 28.

Pour le moment, son attention s'est fixée sur le *Phyllactinia corylea* (1); nous admirons sans réserve les belles planches qui reproduisent le développement de l'asque et la structure des noyaux ; mais nous devons protester contre une nouvelle tentative en faveur de l'existence d'une fécondation anthéridienne chez les Erysiphées.

L'espèce choisie par Harper n'est pas des plus favorables à l'observation ; ascogone et pollinode s'enroulent et se contournent plus ou moins irrégulièrement l'un sur l'autre. La méthode des coupes en série, seule employée par l'auteur, ne permet pas le plus souvent de se rendre un compte exact des relations de position des organes, de l'âge de ceux-ci. *Il faut qu'elle soit complétée, comme nous l'avons déjà dit, par l'observation des filaments intacts que l'on peut suivre dans toute leur longueur, dans leur structure complète et dans leur intégrité.*

Or Harper, qui est si prolixe de figures, sauf sur le point controversé, nous en donne tout juste trois qui se rapporteraient à la fécondation : ce sont les figures 8, 9 et 10 de la Pl. I.

On conviendra que c'est bien peu, surtout après les critiques qui lui ont déjà été adressées à ce sujet ; mais ces trois figures, dira-t-on, ont été faites à la chambre claire. Cela encore, nous l'admettons, et cependant, Dieu sait si notre contradicteur a mis notre confiance à de rudes épreuves.

Ainsi, nous nous trouvons en présence de trois dessins à la chambre claire ; sur eux, sur leur interprétation exacte, repose toute une série de déductions, toute une théorie, toute une conception qui peut s'imposer universellement.

Nous ne parlons même pas en ce moment de la *nombreuse* série de figures également faites par nous à la chambre claire et qui contredisent d'une façon absolue

(1) Harper : *Sexual Reproduction...*, *loc. cit.*

l'interprétation donnée aux trois dessins d'Harper ; nous voulons d'abord examiner ceux-ci en eux-mêmes et nous demander si on peut les considérer comme démonstratifs.

Constatons d'abord que dans les fig. 8 et 9, au moment de la conjugaison, le noyau mâle est beaucoup plus petit que le noyau femelle ; le fait est surtout sensible dans la fig. 8 ; non seulement il n'a pas augmenté de volume en pénétrant dans l'oogone ; mais on constate, d'après les fig. 6 et 7, qu'il a *diminué* de grosseur.

Voilà une constatation qui ne manque pas de saveur quand on se reporte au cas voisin du *Sphærotheca* ; ici le noyau mâle augmente brusquement et considérablement de volume en entrant dans l'oogone ; là, il diminue ! « It should not, however, be necessary to point out to a student of fertilization... ! »

Nous tenons pour exacte cette petitesse du second noyau de l'ascogone ; *s'il vient de l'anthéridie*, il y a fécondation. Tout est là.

Qu'on veuille bien réfléchir à ceci : Harper, soit chez le *Sphærotheca*, soit chez l'*Erysiphe*, a toujours précisé que la fécondation était précoce, qu'elle précédait l'apparition des filaments recouvrants ; elle se ferait, alors que seuls sont en présence le rameau de l'oogone et le rameau anthéridien : le développement du périthèce serait la conséquence de cette fécondation. Les fig. 6 et 7 du *Phyllactinia* qui représenteraient un oogone et une anthéridie juste avant la fécondation montrent que ce genre ne saurait faire exception.

Dans ces conditions, il ressort de l'examen des fig. 8 et 9 qu'elles se rapportent non au moment précis qui serait celui de la fécondation, *mais bien à un stade plus avancé dans lequel les filaments recouvrants non seulement ont fait leur apparition, mais ont commencé à se ramifier.*

Il s'agit en réalité d'un stade analogue à celui de la fig. 13, dans lequel il y aurait une inégalité des deux noyaux,

fait que nous allons retrouver et expliquer plus loin dans les *Erysiphe*. Il est facile de constater d'ailleurs que la fig. 10, qui est donnée comme représentant une fin de conjugaison, appartient en réalité à un *périthèce beaucoup plus jeune* que celui de la fig. 8 où cette conjugaison ne ferait que commencer.

Harper s'est évidemment trompé sur l'âge des stades qu'il examinait : d'autre part, on ne saurait accorder aucune importance aux apparences de communication indiquées entre l'oogone et l'anthéridie : une simple vacuole suffit pour produire l'impression de la fig. 8 ; dans une section comme celle de la fig. 9, une interruption de membrane n'est visible que si la section a une *épaisseur inférieure à celle du pore*, ce qui ne peut pas être le cas.

Nous avons découvert chez les *Penicillium* l'anastomose qui existe entre l'ascogone et le pollinode ; nous avons revu sans aucune difficulté celle que Barker avait signalée dans les *Monascus* ; il est évident que nous aurions réussi également dans les Erysiphées, si cette communication était réelle.

Nous ne pousserons pas plus loin l'examen critique des résultats annoncés par Harper ; ils pouvaient, nous le reconnaissons, peser d'un grand poids sur tous ceux qui ne sont pas familiarisés avec ces sortes d'études ; mais la responsabilité de notre auteur en est d'autant plus grande ; il est récidiviste en ces matières.

Nous le savions et, prévoyant ce retour offensif, nous continuions, depuis trois ans, à porter notre attention sur les Erysiphées : nous passerons en revue ici celles qui se prêtent le mieux à une connaissance approfondie des premiers débuts du périthèce.

Genre *Erysiphe*.

Périthèces globuleux ou hémisphériques, renfermant plusieurs asques : fulcres filamenteux ressemblant aux

filaments du mycélium. Asques ovales ou pyriformes renfermant de deux à huit spores. Spores incolores, de forme elliptique.

Les espèces sont, en général, assez mal délimitées dans ce genre : ainsi plusieurs auteurs réunissent à l'*Erysiphe communis*, l'*Erysiphe Martii*, l'*E. umbelliferarum*, l'*E. Cichoracearum*, etc. Nous avons suivi la classification de Winter, qui considère ces diverses formes comme spécifiques (1).

Pour éviter toute erreur, il est bon de toujours indiquer, dans une étude comme celle-ci, la nature de l'hôte sur lequel le parasite a été recueilli ; l'*Erysiphe Martii* a été récolté sur le *Pisum sativum*, l'*E. Cichoracearum* sur le *Sonchus arvensis* et le *Taraxacum dens-leonis*, l'*E. communis*, sur diverses Renoncules.

1° *Erysiphe Martii* Lév.

Cette espèce, il y a quatre ans, ravageait une planche de pois, dans le jardin d'un ami, à la campagne, au moment des grandes vacances. Grâce à cette circonstance, nous avons eu tout loisir pour recueillir des échantillons en grande quantité et à tous les stades ; les uns ont été fixés à l'alcool absolu en vue des doubles colorations au picro-carmin de Weigert et à l'hématoxyline : les autres ont été placés dans la liqueur de Flemming ou le liquide de Mœrkel en vue de la triple coloration à la safranine, au violet de gentiane et à l'orange.

Cette collection nous a fourni un grand nombre de préparations et, aujourd'hui encore, ces préparations peuvent être consultées avec fruit et donner la preuve des faits que nous avançons.

L'habitat de l'espèce présente un avantage qui sera

(1) Winter : *Die Pilze*, II Abth., Ascomyceten, Leipzig, 1887, in *Rabenhorst Kryptogamen Flora*, p. 30.

grandement apprécié de tous ceux qui aiment à se faire une opinion personnelle sur les sujets controversés. Il suffit, après la fixation, de gratter légèrement la surface des feuilles avec un canif pour enlever, sous forme d'une mince pellicule transparente, la cuticule avec le mycélium adhérent. On peut ainsi obtenir de très jolies préparations, dans lesquelles le mycélium, les conidies et les périthèces ont conservé leurs rapports exacts, dans la position même qu'ils occupaient sur la feuille. Tel ilot ne renferme que des périthèces âgés, telle autre plage ne montre que des débuts de périthèce. On voit d'ici l'intérêt qui s'attache à une telle disposition ; tandis qu'avec la méthode des coupes en séries employées exclusivement par Harper, on ne rencontre que de loin en loin un jeune périthèce, et encore sans qu'il soit possible toujours d'établir son état civil, nous nous trouvons avec l'*Erysiphe Martii*, et par l'observation directe, en présence d'un nombre illimité de périthèces *groupés d'après leur âge*.

La méthode des inclusions ne s'appliquera donc avantageusement que pour l'étude des périthèces qui comprennent déjà un *massif cellulaire ;* mais pour les débuts, alors que deux rameaux seulement sont en présence, la méthode d'observation directe est incontestablement la meilleure. La structure cellulaire et la coloration des noyaux présentant les mêmes caractères dans les deux cas, le choix ne saurait être douteux ; car l'une des méthodes fournit par centaines des exemples au stade cherché, alors que la seconde arrive péniblement à en fournir un ou deux : les premiers s'interprètent facilement puisqu'ils sont complets ; avec les inclusions, il faudra essayer de superposer les deux ou trois étages de chaque section, en admettant qu'on les retrouve, ce qui n'est pas toujours facile ici.

Le fait que dans l'*Erysiphe Martii* on puisse obtenir facilement un ensemble de tout jeunes périthèces, avec la

position même qu'ils occupent sur la feuille, permettra à cette espèce de devenir classique.

Le développement du périthèce débute comme dans le *Sphaerotheca Castagnei*, par deux rameaux accolés ; ils appartiennent à deux filaments différents du thalle. Quelquefois, les deux rameaux sont de même grosseur (Pl. XLI, fig. 1, 2), et il est alors difficile de dire lequel jouera le rôle de trophogone ; mais ordinairement celui-ci est le plus petit et le filament qui le porte présente lui-même un diamètre plus faible que le second filament (Pl. XLI, fig. 3-7).

Les deux rameaux ont une tendance à l'enroulement très marquée ; nous avons constaté déjà fréquemment cette propriété dans les Gymnoascées et les Monascées ; elle s'applique, selon les genres, à l'ensemble des deux rameaux, ou bien elle est spéciale à l'un d'eux, trophogone ou ascogone ; cette tendance a été transmise par un ancêtre analogue à l'*Eremascus*.

L'affinité qui existe entre ces rameaux ne se manifeste pas seulement par le contact intime de leur surface ; elle est indiquée par leur formation simultanée au point de croisement de deux filaments.

Dans un Champignon oomycète, le thalle fournit d'abord en abondance des sporanges et des spores, puis quand la nutrition se ralentit, il donne des gamétanges, c'est-à-dire des sporanges à gamètes.

La même chose se produit ici chez les Erysiphées ; l'espèce produit au début de nombreux conidiophores ; puis le thalle se couvre de périthèces.

De même que les gamétanges sont des sporanges détournés de leur destination primitive, de même ici les rameaux copulateurs semblent pouvoir être comparés à des conidiophores transformés. Un conidiophore comprend une cellule basilaire surmontée d'une cellule-mère des spores ; dans le trophogone, cette cellule-mère avorte ;

dans l'ascogone, elle donnera les diplogamètes du gamétophore.

Notre impression, après avoir étudié l'appareil initial du périthèce chez un grand nombre d'Ascomycètes, nous amène à cette conclusion qui n'est pas dépourvue de tout intérêt.

Il nous paraît évident que les ascogones et les pollinodes que nous avons rencontrés chez les Gymnoascées, les Pénicilliées, les Monascées, se rapprochent beaucoup plus des gamétanges ancestraux que ces mêmes organes chez les Erysiphées.

Nous avons prouvé que les premiers ne sont plus fonctionnels; il serait assez étonnant dans ces conditions de rencontrer une fécondation dans les Erysiphées : l'observation ne fait que confirmer simplement ce que la théorie annonce ; quand l'observation et la théorie marchent d'accord, il n'y a qu'à s'incliner.

Examinons avec attention l'appareil initial du périthèce dans notre *Erysiphe Martii.*

Quand les deux jeunes rameaux sont de même grosseur (Pl. XLI, fig. 1, 2), il est impossible de distinguer celui qui deviendra l'ascogone ; les protoplasmes sont semblables et les deux noyaux n'offrent entre eux aucune différence ; mais ordinairement cependant le pollinode est plus petit que l'ascogone (Pl. XLI, fig. 3-6) : les noyaux varient dans les mêmes proportions.

Tandis que l'ascogone s'allonge plus ou moins en forme de S et s'isole du filament par une cloison, le pollinode reste uni intimement à l'ascogone ; il se trouve logé dans la concavité supérieure de l'S ; une cloison basilaire l'isole également de son filament porteur ; plus tard, son noyau se divise, une cloison se forme et le trophogone comprend alors une cellule inférieure et une cellule supérieure ; c'est cette dernière qui, d'après Harper, aurait la valeur d'une anthéridie.

Dans l'espèce que nous étudierons plus loin, l'*Erysiphe Cichoracearum*, l'ascogone présente assez régulièrement deux cellules comme le trophogone ; chez l'*Erysiphe Martii*, cette structure de l'ascogone se rencontre moins fréquemment (Pl. XLI, fig. 10, 20, 22).

Les différences entre les deux rameaux vont s'accentuer : l'ascogone, en même temps qu'il s'allongeait, augmentait de volume ; son cytoplasme devenait de plus en plus dense et chromatique, presque homogène ou spumeux ; parfois cependant on y remarque quelques vacuoles plus ou moins grandes ; nous y avons vu aussi, assez rarement du reste, des sortes de vésicules avec un nodule central ; elles étaient à l'extrémité supérieure au nombre de deux ou trois. Le noyau de l'ascogone est ordinairement très gros : son nucléole est excentrique ; son nucléoplasme est en général granuleux ou strié ; nous avons cru plusieurs fois y distinguer un spirème ; à l'opposé du nucléole se voit en général un petit nodule chromatique situé sur la membrane même. Harper le désigne sous le nom de « central body » ; les stries chromatiques sont ordinairement orientées en partant de ce corpuscule dans la direction du nucléole. Cette structure du noyau se rencontre dans toutes les cellules du parasite ; elle devient surtout très nette lorsqu'il s'agit des gros noyaux des asques. Harper en a fait l'objet d'une étude approfondie dans le *Phyllactinia* ; nous l'avions de notre côté observée dans l'*Erysiphe Martii*, en considérant le petit disque chromatique comme un véritable centrosome.

Tant que le noyau est unique dans l'ascogone, il occupe le plus souvent le milieu de la cellule.

Le trophogone, dès qu'il devient bicellulaire, cesse sa croissance ; sa cellule supérieure se trouve à moitié encastrée dans la concavité de l'S ; les noyaux des deux cellules sont deux ou trois fois plus petits que le noyau de l'ascogone ; les différences de grosseur sont même assez

fréquemment plus grandes ; le noyau de la cellule basilaire est quelquefois d'un diamètre un peu supérieur à celui de la seconde cellule.

Le cytoplasme du trophogone est clair avec quelques traces de trabécules ; il devient achromatique, surtout dans la cellule terminale; les membranes s'épaississent ; leur double contour s'accuse de plus en plus, et parfois elles deviennent sensibles aux colorants. Les noyaux sont en général très faciles à distinguer au milieu du cytoplasme achromatiqne ; ils occupent ordinairement le centre de la cellule.

Cette espèce est beaucoup plus favorable à l'observation que le *Sphærotheca Castagnei* ; presque toujours, on *arrive facilement à retrouver le noyau de la pseudo-anthéridie* aussi nettement caractérisé, malgré sa petite taille, que dans une cellule quelconque, *jusqu'au moment où la première assise de la paroi arrive à être complète.*

Le noyau de l'ascogone qui, d'après Harper, *devrait être un noyau de conjugaison*, s'est divisé une ou deux fois, selon qu'il existe une cellule basilaire ou non, alors que le prétendu noyau spermatique est encore à sa place.

Il nous est vraiment pénible de constater une fois de plus que cet auteur n'a pas eu l'intention de rechercher si cette fécondation qu'il avait annoncée a lieu réellement : pourquoi n'a-t-il jamais voulu examiner les deux rameaux du début du périthèce autrement qu'avec la méthode des inclusions ? Il aurait vu comme nous que toutes ses conclusions sont fausses.

Ainsi, dans l'espèce qui nous occupe, ce sont des dessins à la chambre claire que nous reproduisons : les rapports exacts des organes sont conservés ; rien n'a été modifié dans la position des noyaux, dans leur structure ; aucune erreur d'interprétation n'est possible.

Or, jamais nous n'avons observé la moindre trace d'une perforation entre le trophogone et l'ascogone, ni à plus

forte raison d'une communication directe des deux protoplasmes ; pourtant, si la chose existait réellement, nous l'aurions vue sans doute plus facilement que dans le *Penicillium* ou les *Monascus*.

D'un autre côté, comment parler d'un passage du noyau anthéridien dans l'oogone et de sa fusion avec le noyau femelle, alors que nous avons retrouvé d'une façon certaine, indiscutable, le noyau prétendu mâle dans sa propre cellule sur des périthèces qui présentaient déjà une assise de rameaux recouvrants et un cloisonnement du noyau de l'ascogone ? Ce sont là des faits positifs (Pl. XLI, fig. 21, 23), qui prouvent l'impossibilité d'une fécondation à ce stade.

Le fait que la dégénérescence des noyaux du trophogone est tardive en général chez l'*Erysiphe Martii* est extrêmement favorable pour montrer l'absence de fécondation chez les Erysiphées : l'apparence des stades plus jeunes où l'on retrouve sur place les noyaux du trophogone, alors que l'ascogone est *simple* ou *cloisonné*, qu'il renferme un *seul noyau* ou qu'il en possède déjà deux, montre suffisamment qu'aucune fécondation n'intervient ici ; la persistance des noyaux du trophogone sur des périthèces déjà âgés constitue la preuve décisive.

Ainsi, au moment où la fécondation devrait s'opérer, le prétendu noyau de l'anthéridie ne quitte pas sa cellule : il possède encore sa structure normale, ou présente déjà des symptômes de dégénérescence.

Il est impossible qu'ayant dessiné des centaines de jeunes périthèces à ce stade, nous n'en ayons pas trouvé un seul dans lequel la migration du noyau anthéridien et par suite sa disparition du trophogone fût effectuée.

Admettons cependant que ce soit là un résultat négatif ne pouvant contrebalancer une affirmation de notre contradicteur.

Mais, lorsque le moment de la fécondation étant passé

depuis longtemps, lorsque le jeune périthèce est déjà *recouvert d'une assise de cellules*, si nous retrouvons encore les deux noyaux du trophogone, bien reconnaissables (Pl. XLII, fig. 1, 2), il ne s'agit plus de présomptions, de probabilité, il existe une certitude ; dans l'*Erysiphe*, comme partout ailleurs, les noyaux du trophogone ne quittent pas l'organe qui les a vus naître.

La question d'une fécondation tardive exceptionnelle ne se pose même pas, car l'ascogone à ce moment possède déjà très souvent deux noyaux.

Ces deux noyaux sont ordinairement de même grosseur ; mais parfois aussi ils sont de taille inégale (Pl. XLII, fig. 4) ; *ce sont sans doute des cas de ce genre qui ont été figurés par Harper comme représentant la fusion prochaine du noyau mâle et du noyau femelle.*

Nous avons été assez heureux pour rencontrer un exemple de ce stade avec un trophogone encore très net ; l'ascogone, entouré d'une paroi à une seule assise, possède à son intérieur un gros noyau et un plus petit ; *celui-ci n'est pas un noyau spermatique, puisque la cellule supérieure du trophogone montre encore nettement son noyau* (Pl. XLIII, fig. 17).

Cette inégalité dans la grosseur des noyaux de l'ascogone n'est pas particulière à ce premier stade : on la retrouve parfois sur des stades plus avancés (Pl. XLII, fig. 4, 7). La façon la plus simple d'expliquer cette anomalie est de considérer le plus gros noyau comme devant subir une division prochaine, alors que le plus petit garde le stade de repos ; mais il est fort possible également que l'inégalité de volume soit le résultat d'une mitose irrégulière.

Le trophogone dans lequel nous avons retrouvé jusqu'ici les noyaux, ne va plus être reconnaissable à partir du moment où la seconde assise de la paroi commence à faire son apparition ; des filaments recouvrants s'inter-

calent assez souvent entre sa cellule terminale et l'ascogone. Si l'on en croit Harper, la cellule basilaire de la pseudo-anthéridie pourrait fournir des rameaux recouvrants au même titre que celle de l'ascogone : c'est un point que nous ne saurions ni confirmer ni infirmer. Pour notre part, nous serions assez disposé à interpréter la fig. 17, Pl. I, tout autrement qu'Harper ; il s'agirait en effet, selon nous, d'un rameau recouvrant qui enserre, entre sa branche externe et sa branche interne, la cellule supérieure du trophogone : mais si nous n'avons jamais vu de rameaux recouvrants partir du trophogone, nous ne voulons nullement prétendre que la chose n'ait jamais lieu.

Ce qui est évident, c'est que le trophogone joue ici, comme dans les nombreux exemples que nous avons étudiés précédemment, un rôle uniquement nutritif ; il est le siège d'un courant venant du thalle et qui se trouve transmis par osmose à l'ascogone et permet à celui-ci de se développer en gamétophore.

Pour arriver à la structure du périthèce mûr, il faut suivre parallèlement le développement du gamétophore et celui des rameaux recouvrants qui donneront la paroi.

Dans cette espèce, la cellule basilaire de l'ascogone existe assez souvent ; mais sa formation est précoce ou tardive ; ordinairement elle ne possède qu'un noyau ; nous en avons vu une cependant qui en possédait deux (Pl. XLIII, fig. 15)

Si l'ascogone ne possède pas de cellule basilaire, les rameaux recouvrants, au nombre de deux généralement, partent du filament porteur, au niveau de la cloison.

Si l'ascogone est bicellulaire, les rameaux recouvrants peuvent encore partir du filament porteur ; mais nous avons rencontré aussi des cas où l'un des rameaux se développait à sa place ordinaire à la base de l'ascogone, alors que le second partait de la cellule inférieure de l'ascogone (Pl. XLII, fig. 1).

De toutes façons, c'est la cellule supérieure de l'ascogone qui donnera le gamétophore et les diplogamètes

D'après Harper, l'ascogone dans l'*Erysiphe vulgaris* s'allongerait en augmentant le nombre de ses noyaux, sans tout d'abord se cloisonner (1) ; il se diviserait alors en un nombre variable d'articles qui tous, sauf l'avant-dernier, n'ont qu'un seul noyau ; cet avant-dernier en a deux, c'est l'*article ascogène* ; les deux noyaux se divisent pendant que l'article bourgeonne des hyphes ascogènes qui sont tout d'abord plurinucléées et qui ensuite se cloisonnent de façon à donner des articles à un seul noyau et des articles binucléés ; ces derniers sont les jeunes asques.

Nos propres observations sur l'*Erysiphe Martii* ne confirment pas tout à fait cette description ; ainsi nous n'avons jamais vu un ascogone avec nombreux noyaux, *sans qu'il fût cloisonné en articles* ; le cloisonnement est d'ailleurs plus ou moins indépendant des mitoses, car dans l'ascogone, si l'avant-dernière cellule seule possède ordinairement deux noyaux, il est des cas où, dans le même ascogone, nous rencontrons des articles à deux noyaux et même à quatre, disposés sans règle (Pl. XLI, fig. 11, 12, 14).

Pendant ce cloisonnement de l'ascogone, les filaments recouvrants, qui constituaient la première assise de la paroi, se sont ramifiés vers l'intérieur, constituant une seconde assise doublant la première.

On observe alors une tendance des articles de l'ascogone à la dissociation, et quand la troisième assise de la paroi

(1) Zuerst theilt sich der befruchtete Eikern in zwei und später in vier, das Oogonium wachst immer weiter in die Lange ohne durch Scheidewande getheilt zu werden. Auf diese Weise kommt ein gekrummter Schlauch zu Stande, der eine Reihe von fung bis acht Kernen fuhrt. Gleichzeitiz zwischen den einzelnen Kernen treten dann die Scheidewande auf. Die vorletzte zelle der so gebildeten Zellreihe enthält immer zwei oder noch mehr kerne. Harper, *loc. cit.*, p. 668.

est formée, ces articles se trouvent disposés sans ordre, avec des contours polyédriques au centre du périthèce ; ceux de ces articles qui ont deux ou plus rarement quatre noyaux sont ascogènes ; les autres, au nombre de quatre ou cinq, sont uninucléés et n'auront aucun rôle actif à remplir : ils entreront en dissolution au profit des articles ascogènes.

Suivant Harper, l'article binucléé chez l'*Erysiphe vulgaris*, augmentant le nombre de ses noyaux, bourgeonnerait sur toute sa surface des hyphes ascogènes également plurinucléées ; un cloisonnement donnerait alors des articles à un seul noyau stériles et des articles binucléés fertiles.

Les choses se passent à peu près de la même façon dans l'*Erysiphe Martii* ; mais il est extrêmement difficile de suivre le détail de cette ramification ; on arrive encore à voir la cellule ascogène au moment où elle va bourgeonner (Pl. XLIII, fig. 19) ; mais pour passer aux stades suivants où les asques au nombre de sept ou huit sont déjà vésiculeux renflés (Pl. XLII, fig. 21), nous avouons ne pouvoir donner le détail de la transformation.

La chose n'a d'ailleurs qu'une importance secondaire : nous avons vu chez le *Sphærotheca* que l'unique diplogamète se forme sur l'ascogone non ramifié, de façon assez variable quant à la division des noyaux et au mode de cloisonnement.

Lorsque l'ascogone se ramifie comme chez les *Erysiphe*, la formation des diplogamètes sur les hyphes présente vraisemblablement les mêmes variations : les derniers articles binucléés de la ramification ont la valeur de diplogamètes.

De même que le dernier terme de la ramification dans un conidiophore d'Aspergillacées fournit la spore, de même ici le dernier terme de la ramification du gamétophore donne les diplogamètes ; l'exemple du *Sphærotheca*

correspond au conidiophore d'*Aspergillus* ; le conidiophore d'un *Sterigmatocystis*, d'un *Penicillium*, au gamétophore d'un *Erysiphe*.

Pendant la formation des hyphes ascogènes et la production des diplogamètes, on voit apparaître des sortes de poils qui partent de la troisième assise du périthèce et croisent vers le centre de l'organe ; au moment où la fécondation va se produire dans les diplogamètes, cette nouvelle assise est encore unique généralement ; puis ces poils s'allongent et prennent à leur base une, deux et même trois cloisons.

Les trois ou quatre assises formées ainsi par ces poils sont destinées à disparaître, en nourrissant les asques ; leurs cellules, d'abord uninucléées, possèdent finalement deux ou trois noyaux.

Les trois assises externes vont cutiniser leurs membranes ; celles-ci prennent une coloration brun rougeâtre ; elles formeront la paroi définitive du périthèce.

Au moment où le noyau double de copulation va entrer en mitose dans chaque asque, pour la formation des ascospores, une partie des assises internes a déjà souvent disparu ou est en voie de dégénérescence.

On peut facilement reconnaître dans ce gros noyau de copulation les détails de structure indiqués par Harper à propos du *Phyllactinia corylea ;* nous avons rencontré en particulier le stade spirème très beau et très net.

2° *Erysiphe Cichoracearum* D. C.

Nous avons recueilli cette espèce en abondance sur le *Sonchus oleracea* ; le mycélium se développait sur les deux faces de la feuille, formant des taches blanches qui finissaient par s'étendre sur toute la surface du limbe.

Nos échantillons ont été fixés vers le milieu de septembre ; ils montraient un grand nombre de jeunes péri-

thèces mélangés à d'autres plus âgés ; on trouvait aussi quelques conidiophores.

Les conidies ne se détachent pas aussi facilement que dans certaines autres espèces ; elles sont allongées, cylindriques ; un gros noyau occupe le centre.

Les filaments du mycélium sont larges ; il en est de même des rameaux qui s'accolent pour former les périthèces : cette espèce est donc favorable aux observations.

Nous avons déjà remarqué dans l'*Erysiphe Martii* que les deux rameaux peuvent être, au début, de même grosseur ; il est alors impossible de distinguer l'oogone de l'anthéridie ; ce cas s'est rencontré plus fréquent dans l'*E. Cichoracearum* ; de plus, on observe souvent, à la base de ces organes, une sorte de talon ; cette apparence est due à ce fait que les deux rameaux ne sont pas sessiles sur le filament qui les porte ; la cloison de séparation, au lieu de se former au voisinage immédiat du filament, comme à l'ordinaire, en est située à quelque distance.

Les deux rameaux sont exactement en contact, à partir de leur base ; ils se croisent en X plus ou moins ; la courbure de l'oogone est beaucoup moins prononcée que dans l'*Erysiphe Martii*.

La différence dans la grosseur des noyaux est en rapport avec la dimension des rameaux, lorsque ceux-ci sont de même taille, les noyaux eux-mêmes sont semblables (Pl. XLIV, fig. 2-4) ; lorsque le trophogone est plus étroit, son noyau est plus petit que celui de l'oogone ; leur structure est celle qui existe dans les autres espèces ; nous noterons simplement la grosseur du nucléole et l'absence presque constante d'un intervalle entre la masse nucléaire d'apparence granuleuse et la membrane ; nous n'avons pas vu de centrosome à l'état de repos.

Le trophogone se divise le premier en deux cellules : celle qui occupe le sommet n'est jamais aussi réduite que l'a représentée Harper pour l'*Erysiphe communis* ; c'est à

partir de ce moment que le cytoplasme commence à se raréfier dans cet organe.

L'oogone, au contraire, augmente de volume, tout en se recourbant en arc ; *il se divise en deux cellules comme le trophogone* ; *les deux organes ont à ce moment une structure identique* ; *ils sont bicellulaires* (Pl. XLIV, fig. 8-14).

La structure bicellulaire de l'oogone au moment de la formation des filaments recouvrants est fréquente chez cette espèce ; parfois cependant la division n'a pas lieu et l'oogone reste indivis ; quand il existe deux cellules, celle qui occupe la base ne renferme que rarement deux noyaux (Pl. XLIV, fig. 15).

Les filaments recouvrants partent de la base de l'oogone, qu'il soit cloisonné ou non ; le premier donne souvent naissance à des ramifications qui entourent l'oogone transversalement.

On retrouve assez facilement, dans cette espèce, le trophogone, parce qu'il est bien développé et aussi parce qu'il occupe une position fixe par rapport à l'oogone ; les changements qui s'y produisent sont ceux que nous connaissons ; le volume du nucléole se réduit à un point et les granules se désagrègent et disparaissent ; le cytoplasme se raréfie, devient vacuolaire.

La dégénérescence qui porte sur le contenu de l'anthéridie *est tardive ; nous avons vu bien souvent des anthéridies avec leur noyau, alors que l'oogone bicellulaire était déjà entouré d'une assise de filaments recouvrants* (Pl. XLIV, fig. 10-15).

Les résultats sont donc partout concordants ; il n'existe aucune communication directe entre le trophogone et l'oogone : Harper s'est trompé en affirmant l'existence d'une fusion entre un noyau mâle et un noyau femelle.

L'ascogone se cloisonne par la suite en une file de cellules dont une, l'avant-dernière généralement, contient deux noyaux ; nous avons vu une fois deux noyaux dans

la cellule basilaire ; cet ascogone est recourbé en arc au milieu du périthèce ; celui-ci possède à ce moment trois assises de cellules résultant de l'entre-croisement et de la ramification des filaments recouvrants ; ces cellules sont larges et bien développées, les externes commencent à s'allonger en poils qui deviendront les fulcres.

Les cellules internes vont de leur côté produire des ramifications en ordre centripète qui constitueront la zone interne du périthèce.

La formation du périthèce a lieu comme chez l'*Erysiphe Martii*. Nous n'avons pas vu cependant ici de centrosome, même dans le gros noyau de copulation.

Les asques à maturité sont munis d'un court pédicelle ; ils renferment deux spores, plus rarement trois ou davantage.

Ces asques sont au nombre de six à huit dans chaque périthèce.

3° *Erysiphe communis*. Wallr.

Cette espèce vit en parasite sur diverses plantes, telles que les Renonculacées, les Papilionacées, les Dipsacées, etc. C'est sur les *Trifolium* et les *Melilotus* qu'Harper a recueilli les échantillons qu'il a étudiés ; nous avons récolté les nôtres sur diverses Renoncules et en particulier sur la *R. acris*. Cet habitat est peu favorable à l'étude et, comme nous avions obtenu par ailleurs des résultats concluants, il était inutile de reprendre le développement en détail.

Les premiers débuts du périthèce ressemblent à ceux de l'*E. Martii*, et nous n'avons pas remarqué de différences sensibles dans le mode de cloisonnement de l'ascogone.

Harper a dû se tromper lorsqu'il décrit l'ascogone comme s'allongeant sans se cloisonner : « Zuerst theilt sich der befruchtete Eikern in zwei und spater in vier,

das Oogonium in die Lange, ohne durch Scheidewande getheilt zu werden. Auf diese Weise kommt ein gekrummter Schlauch zu Stande, der eine Reihe von funf bis acht Kernen fuhrt. Gleichzeitig zwischen den einzelnen Kernen treten dann die Scheidewande auf. Die vorletzte Zelle der so gebildeten Zellreihe enthalt immer zwei oder noch mehr Kerne (1). »

Nous avons trouvé dans cette espèce un cloisonnement successif de l'ascogone, comme dans les deux espèces précédentes ; nous ignorons quelle peut être la cause de cette divergence ; le nombre des articles formés est très variable ; il n'y a ordinairement qu'une seule cellule à deux noyaux, mais ce n'est pas toujours l'avant-dernière.

De toute la surface de cette cellule naissent, suivant la description d'Harper, les grosses hyphes ascogènes ; celles-ci se ramifient et se contournent en un peloton serré ; elles se divisent chacune plus tard en deux ou trois cellules dissemblables ; de tout l'ensemble, quelques-unes seulement, au nombre de quatre à huit, se développent en asques. Il est possible qu'une seconde cellule de l'ascogone puisse prendre part à la formation des hyphes ascogènes ; ce sont, en général, des cellules intercalaires et non des cellules terminales, qui, dans les hyphes ascogènes, se transforment en asques ; elles ont deux noyaux alors que les autres n'en ont qu'un.

Les hyphes ascogènes étant unies en peloton, il est extrêmement difficile de dire exactement comment elles se cloisonnent et divisent leurs noyaux ; si la description d'Harper est exacte, les rameaux de l'ascogone se comporteraient exactement comme l'ascogone lui-même pour former leurs articles ; le nombre des articles à deux noyaux, ou diplogamètes, serait tres réduit.

(1) Harper : *loc. cit.*, p. 668.

On trouvera dans le mémoire d'Harper tous les détails nécessaires concernant le développement du périthèce.

Nous avons étudié un certain nombre d'espèces et de genres dans cette famille, en particulier le *Phyllactinia Corylea*, recueilli sur le coudrier, et l'*Uncinula Salicis*, provenant du peuplier tremble. Toutes ces espèces développent leurs périthèces comme dans les *Erysiphe*, avec des différences en somme assez insignifiantes. Les relations du trophogone et de l'ascogone étant établies nettement maintenant chez plusieurs exemples, il deviendrait fastidieux, dans un travail de ce genre, de les reprendre pour chaque espèce ; de même, c'est dans une Monographie seulement qu'il peut être question de donner une description détaillée des genres et des espèces. Si nous reprenons plus tard cette étude, ce ne pourrait être qu'en vue d'élucider la question de réduction chromatique qui pourrait peut-être trouver sa solution ici grâce à la structure des noyaux et à leurs dimensions.

DISCOMYCÈTES

Les Discomycètes possèdent des fructifications qui s'étalent dès le début en un disque supportant les asques ou des périthèces clos qui ensuite s'ouvrent plus ou moins largement en coupe au moment de la maturité des asques ; ils sont donc angiocarpes ou hémiangiocarpes. Les Pyrénomycètes sont également hémiangiocarpes : ils se distinguent à leur conceptacle en forme de bouteille et percé au sommet d'un ostiole. La distinction en somme est assez arbitraire.

Nous aurions voulu réunir dès maintenant Discomycètes et Pyrénomycètes en un seul groupe en nous appuyant sur le mode de formation de l'asque ; la tentative est peut-être prématurée : aussi nous contentons-nous de la préparer en indiquant comment nous comprenons

l'emploi de ce caractère et sa valeur probable en classification.

Les Curvascées sont caractérisées par le mode de formation en crochet de l'asque que nous avons décrit autrefois et qui a été retrouvé depuis chez un grand nombre d'espèces.

Ainsi que nous l'avons dit à propos des Rectascées, le groupement que nous adoptons ne vise à rien de rigoureux : nous ne faisons pas ici de systématique pure : celle-ci tirera sans doute profit des données fournies par le développement ; mais il faudra encore de nombreuses recherches avant de pouvoir affirmer que telle ou telle structure est générale.

Nous visons surtout à suivre les principales directions de l'évolution, et la manière d'être du gamétophore est certainement de nature à indiquer ces directions. S'il se produit des exceptions au milieu de types bien caractérisés, l'avenir se chargera de les expliquer.

Les Curvascées ne succèdent pas aux Rectascées : elles évoluent parallèlement et se détachent d'un type ancestral dont l'organisation était voisine de celui qui a donné naissance aux Rectascées.

La caractéristique des Ascomycètes est ce que nous appellerions volontiers le développement en éventail : de nombreuses familles ou groupes ayant à leur base des êtres de l'organisation la plus simple ; la différenciation évolutive porte sur les modifications des conidiophores et la complexité plus ou moins grande du périthèce.

Cette disposition en éventail explique que nous rencontrions dans toutes ces familles des vestiges des gamétanges, montrant entre eux des relations évidentes ; nous trouvons aussi naturel que le trophogone, dont la présence était si nécessaire au point de vue nutrition lorsqu'il appartenait à un thalle ou à une portion de thalle différente de celui qui porte l'ascogone, ait disparu sans incon-

vénient, — lorsque les ascogones et les trophogones se sont formés au contact sur un même rameau.

Le trophogone n'a pas tardé à se confondre, dans ces conditions, avec les filaments recouvrants, comme la chose est arrivée, chez les *Aspergillus*, parmi les Rectascées.

Au sujet de la façon dont la formation en crochet de l'asque s'est introduite dans le développement, on ne peut guère encore faire que des hypothèses. Cependant il n'est peut-être pas inutile de faire remarquer que chez les Erysiphées, comme le *Sphærotheca* et d'autres, ce n'est sans doute pas par hasard que l'antépénultième cellule de l'ascogone est binucléée et joue le rôle de diplogamète ; l'analogie avec la formation en crochet est frappante, car, dans ce dernier mode, c'est aussi l'avant-dernière cellule d'un rameau qui devient un diplogamète.

Malheureusement, l'établissement du schéma exact de la ramification et de la structure du gamétophore dans chaque espèce présente des difficultés très grandes qui donneront encore longtemps matière à discussion.

Nous nous sommes efforcé chaque fois d'approcher le plus possible de la réalité ; mais nous n'ignorons pas combien notre œuvre renferme de lacunes, sans compter les erreurs inévitables dans un sujet aussi vaste.

Un caractère des Curvascées qui a servi jusqu'ici à leur classification et qui continuera à être employé est celui du périthèce. Tandis que chez les Périsporiacées l'enveloppe du périthèce est continue, entourant les spores qui se trouvent ainsi dans une cavité close, les Champignons qui nous restent à étudier possèdent des périthèces qui s'ouvrent largement à l'extérieur, comme chez les Discomycètes, ou simplement par un pore, comme dans les Sordariées.

Nous allons voir aussi apparaître entre les asques ces

poils stériles ou paraphyses dont l'origine, le rôle exact et les fonctions ont donné lieu à de nombreuses controverses.

Les Erysiphées à cet égard vont encore nous fournir des renseignements précieux ; il m'a paru que la formation de poils centripètes dans le périthèce des Erysiphées est tout à fait comparable à la production des paraphyses dans un *Ascobolus*. Dès lors, on peut faire remonter l'origine des paraphyses aux couches internes du périthèce des Périsporiacées qui se désorganisent pour servir de nourriture aux spores.

D'autre part, comme nous trouvons chez les Erysiphées une polarité des périthèces, une orientation définie des asques, il suffirait que le périthèce d'un Erysiphe s'ouvrît par en haut pour que la couche de poils centripètes eût tout à fait l'apparence et la position des paraphyses ordinaires.

Comme la couche de poils centripètes des Erysiphées est analogue aux assises transitoires que nous rencontrons chez les Aspergillées, les Monascées, etc., il est assez naturel d'admettre que les paraphyses ont un rôle identique à l'égard des asques et qu'elles contribuent à la nutrition des diplogamètes et à leur germination en ascospores.

Dans les Discomycètes, nous étudierons séparément les Pyronémacées et les Ascobolées, bien qu'il existe une transition insensible entre les genres compris dans ces deux groupements.

Pyronémacées

Nous avons étudié une espèce dans chacun des genres *Ascodesmis*, *Pyronema* et *Ascophanus* : le développement de l'appareil initial du périthèce a pu être suivi en entier, grâce aux nombreux échantillons fournis par des cultures sur milieu nutritif.

1° *Ascodesmis nigricans* Van Tiegh.

Le genre Ascodesmis a été créé par Van Tieghem en 1876 pour deux espèces qu'il avait rencontrées sur du crottin (1). Ce savant avait décrit deux espèces : dans les cultures « les filaments se couvrent d'innombrables fructifications et, après quelques jours, la trame blanche se montre toute parsemée de petits points bruns, si c'est l'*Ascodesmis nigricans*, de points encore plus petits et jaune orangé si c'est l'*Ascodesmis aurea* (2) ».

En réalité, les deux espèces n'en font qu'une : la forme désignée sous le nom d'*Ascodesmis aurea* n'est autre chose que l'*Ascodesmis nigricans* jeune dans lequel les périthèces n'ont pas encore acquis leur coloration brune définitive.

D'après Van Tieghem, le résultat principal de son étude était celui-ci : « C'est par un bourgeonnement dichotomique condensé et homogène, avec contournement et enchevêtrement des branches successives, que le carpogone simple et nu des *Ascodesmis* donne naissance à la masse cellulaire fondamentale qui produit plus tard à sa surface d'abord les paraphyses, puis les asques (3). » Ce savant avait en effet remarqué qu'une branche d'un rameau subissait une série de dichotomies en forme de T pour donner finalement un petit tubercule blanc qui plus tard portait paraphyses et périthèces. Le genre *Ascodesmis* se trouvait ainsi constituer le type d'un mode particulier de développement du périthèce, en l'absence complète d'ascogones ou d'organes analogues.

Cependant, en étudiant à notre tour des cultures d'*Ascodesmis nigricans*, nous fûmes frappé par la ressemblance

(1) Van Tieghem : *Sur le développement du fruit des Ascodesmis* (Bullet. Soc. Bot. de France, vol. XXIII, 1876, p. 271).

(2) Van Tieghem : *loc. cit.*, p. 276.

(3) Van Tieghem : *loc. cit.*, p. 279.

que présente le filament initial avec celui qui produit les rosettes chez le *Pyronema confluens*, et cette analogie nous conduisit à la découverte de rameaux accouplés par paires, semblables à ceux des *Gymnoascus ;* la manière d'être de ces rameaux, leur structure, ainsi que le développement de l'ascogone, tout fut décrit brièvement dans une note à l'Académie des sciences (1), en attendant le Mémoire d'ensemble que nous publions aujourd'hui.

Quelque temps après, P. Clausfen, étudiant la même espèce sous le nom de *Boudiera* (2), retrouvait ces mêmes organes, sans faire la moindre allusion à nos résultats : la chose pouvait surprendre d'autant plus que cet auteur, dans sa liste bibliographique, citait notre réponse à propos des fusions nucléaires du *Pyronema confluens* : or notre article sur l'*Ascodesmis nigricans* avait été reproduit à côté de cette réponse et dans le même fascicule (3).

P. Clausfen n'a donc fait que retrouver les organes déjà décrits par nous dans leur forme et leur structure : ses recherches confirmaient les nôtres. Sur un seul point d'importance, il y avait désaccord.

Ce désaccord n'était qu'un épisode de la lutte engagée contre nous par Harper et ses partisans : tandis que nous avions montré que la cellule terminale de l'ascogone ressemble à celle des *Monascus* et qu'à aucun moment les noyaux de l'anthéridie ne passent dans l'ascogone, P. Clausfen admettait une fécondation à ce stade, sans toutefois apporter — et pour cause — de preuves en faveur de son opinion. L'auteur rappelait naturellement les exemples du *Pyronema*, des *Erysiphe*, des *Monascus*,

(1) P.-A. Dangeard : *Sur le genre Ascodesmis* (Comptes Rendus, Acad. Sc., n° 14, CXXXVII).

(2) P. Clausfen : *Zur Entw. der Ascomyceten. Boudiera.* (Bot. Zeit., 1905).

(3) P.-A. Dangeard : *Le Botaniste* (9e série, p. 33 pour l'*Ascodesmis*, 46 pour la réponse au professeur Harper).

prenait parti pour Harper et ne nous ménageait pas les critiques (1).

Tout a été vraiment extraordinaire dans cette période : ici encore, nous sommes le premier à faire connaître des organes nouveaux en les décrivant minutieusement : celui qui nous succède les prend à son compte, alors qu'il aurait dû connaître nos droits de priorité, et de plus, il nous accuse gratuitement d'être un mauvais observateur, employant des matériaux mal fixés.

Si nous rappelons ces faits, ce n'est pas uniquement parce qu'ils font partie de l'histoire de la science, c'est aussi afin de donner courage à ceux qui se trouveront en butte aux mêmes préventions et aux mêmes controverses. Il est presque impossible — étant donné que la note sur l'*Ascodesmis* voisinait dans un même fascicule avec notre réponse au sujet des fusions nucléaires du *Pyronema* — que Clausfen, travaillant dans un laboratoire où chaque fait nouveau est discuté, commenté, ait ignoré les faits nouveaux que nous avions fait connaitre sur le développement du périthèce de l'*Ascodesmis nigricans*.

Cependant si on l'admet, on doit en même temps reconnaître que l'auteur n'est nullement responsable de l'erreur de détermination qui lui a fait prendre cette espèce pour une nouvelle espèce de *Boudiera*.

En effet, nous voyons qu'il l'avait d'abord déterminée comme étant le *Boudiera hyperborea* de Karsten (2) ; c'est Hennings qui ensuite en a fait une espèce nouvelle, sous le nom de *Boudiera Claussenii* (3).

Or, personne jusqu'ici ne semble avoir soupçonné la parenté qui existe entre les *Boudiera* et les *Ascodesmis ;* il faudrait une étude monographique pour savoir si les deux

(1) P. Clausfen : *loc. cit.*, p. 19.
(2) Rabenhorst : *Kryptogamen-Flora*, 1896, I Bd, 3 Abth., p. 1114.
(3) Hennings : *Einige deutsche Dung bewohnende Ascomyceten* (Hedwigia, Bd. 42, p. 181, 182).

genres doivent être réunis ou pour établir les caractères qui permettront de les distinguer. Mais nous pouvons dire, avec une quasi certitude, que l'espèce type décrite par Van Tieghem, figurée plus tard par Zukal (1), retrouvée par nous, est bien celle qui a été étudiée par Clausfen : il s'agit incontestablement de l'*Ascodesmis nigricans*.

Cette très jolie petite espèce est apparue dans nos cultures sur des crottes de lapin et des excréments de chien : nous l'avons ensuite cultivée en milieu nutritif, de façon à observer facilement tous les stades de son développement.

Nous le donnerons tel qu'il avait été établi quand nous avons pris date par notre note à l'Académie des sciences ; chemin faisant, nous signalerons les divergences qui existent entre notre travail et le mémoire postérieur de Clausfen.

Les semis d'ascospores donnent rapidement des germinations ; ainsi, dans une culture commencée à 4 heures du soir, on trouvait le lendemain matin vers 8 heures de nombreuses spores avec filament germinatif ; il n'existe ordinairement qu'un seul filament par spore ; son diamètre est environ le tiers de celui de la spore, c'est-à-dire 4 à 6 μ.

Le filament s'allonge, se cloisonne en longs articles qui à leur tour émettent des rameaux : d'une manière générale, ces rameaux apparaissent en ordre centrifuge et au voisinage d'une cloison : les premiers formés sont donc vers la base des rameaux. Le thalle s'étend ainsi rapidement autour du centre de germination, et on observe bientôt une distinction entre filaments principaux très gros orientés dans la direction du rayon et filaments secondaires qui se ramifient plus ou moins vite et plus ou moins irrégulièrement pour se terminer finalement en très fins

(1) Zukal : *loc. cit.*

ramuscules (Pl. XLV, fig. 1, 2). Clausfen, qui a très bien suivi les premiers développements du thalle, attribue aux gros filaments un diamètre de 9 μ, alors que les plus petits auraient 3 μ ; dans nos cultures, les dernières ramifications étaient extrêmement ténues et leur diamètre ne dépassait pas 1 μ.

Chaque article du thalle renferme plusieurs noyaux ; leur nombre oscille entre dix à trente, selon l'importance de l'article : on y trouve la structure nucléolée ordinaire ; mais il faut un peu d'attention et de bonnes colorations pour la mettre en évidence, car ces éléments restent toujours très petits, sauf dans les ascogones et les asques.

Nous avons pu, après une action ménagée de l'eau de Javelle, lavage à l'eau et à l'alcool, et emploi de divers colorants, voir nettement les communications protoplasmiques qui existent d'un article à l'autre (Pl. XLV, 3) : chaque cloison est munie d'un pore central à travers lequel passe un mince filet de protoplasme en continuité avec celui des deux articles contigus. Nous sommes disposé à croire que cette continuité existe avec les mêmes caractères chez tous les Ascomycètes ; mais elle ne peut guère être mise en évidence que dans les espèces qui ont des articles possédant un diamètre au-dessus de la moyenne. On rencontre aussi dans l'*Ascodesmis*, de chaque côté des cloisons et au contact, ces corpuscules chromatiques qui sont communs chez les Ascomycètes et dont le rôle est inconnu.

Clausfen a signalé l'existence assez rare d'anastomoses entre filaments ; nous ne les avions pas remarquées en étudiant l'*Ascodesmis nigricans ;* mais elles sont si fréquentes un peu partout qu'on pourrait même être surpris qu'elles ne soient pas plus nombreuses dans cette espèce.

Les périthèces se forment en très grand nombre sur

(1) Clausfen · *loc. cit.*, p. 6.

le thalle ; ils ont l'apparence de petits buissons qui ont une couleur jaune au moment où les spores commencent à se former ; ils sont situés sur les gros rameaux rayonnants et aussi parfois sur de plus petites branches latérales.

Il est extrêmement facile d'obtenir ces périthèces à tous les stades du développement ; le quatrième jour ou cinquième jour après l'ensemencement, ces périthèces se voient par centaines : les plus âgés vers le centre et les plus jeunes vers la zone périphérique du thalle.

Au moment où nous faisions nos observations on admettait, d'après le travail de Van Tieghem, que la formation de ces périthèces résultait de dichotomies d'un filament mycélien unique : c'est donc dans cette direction que notre attention se trouvait appelée. Nous avions été frappé cependant par la ressemblance que présente ce filament avec celui qui produit les rosettes chez le *Pyronema* ; cette analogie nous conduisit à la découverte de rameaux accouplés par paires, semblables à ceux des *Gymnoascus*. Nous arrivâmes également à établir que, dès les premières dichotomies du filament générateur, la branche qui fournira les anthéridies se différencie de celle qui donnera naissance aux ascogones ; il existe donc des branches différentes pour les deux sortes d'organes comme chez le *Pyronema* (1).

D'autres cas se rencontrent également sur lesquels nous ne pouvions insister dans une note préliminaire. C'est ainsi que les deux branches peuvent provenir de filaments séparés ou être distinctes, dès l'origine, sur le filament porteur (2). Des exemples analogues sont fréquents chez le *Dipodascus*.

La branche qui est destinée à porter les ascogones

(1) P.-A. Dangeard : *loc. cit.*, p. 33 (Le Botaniste, 9e Série).
(2) Clausfen a également vérifié le fait dans ses cultures.

montre une légère avance sur l'autre ; elle se ramifie en dichotomies successives ; elle montre une cloison à sa base ; elle renferme un nombre variable de noyaux ; les rameaux à chaque dichotomie ont la forme d'un T, ainsi que l'avait constaté Van Tieghem. Une branche provenant de la base du filament initial ou d'un filament voisin se ramifie exactement dans les mêmes conditions. Les différentes ramifications s'entremêlent si bien qu'au bout d'un certain temps il est très difficile de faire la distinction des unes et des autres : des cloisons existent de place en place, limitant des articles possédant un nombre variable d'éléments nucléaires. L'ensemble forme un petit buisson dans lequel, avec un peu d'attention, on découvre les différents couples formés chacun par deux extrémités de filaments qui s'enroulent l'un sur l'autre (Pl. XLV, fig. 8-10 ; Pl. XLVI, fig. 1, 2, 5 ; Pl. XLVII, fig. 1, 2, 3).

Tout l'intérêt se concentre alors sur chacun de ces couples. A la dernière dichotomie, chacun des deux rameaux qui forment, la branche du T se sépare à la base par une cloison ; l'article terminal, ainsi délimité, contient un ou deux noyaux ; il va s'allonger et se recourber plus ou moins. Pour chacun de ces articles, la seconde branche, dont nous connaissons l'origine, fournit dans les mêmes conditions de ramification et de structure un rameau qui vient s'enrouler autour du précédent. Le premier est l'ascogone, le second est un trophogone : ils s'enroulent l'un sur l'autre en plusieurs tours de spire. La structure est d'abord la même dans chacun d'eux, avec un nombre de noyaux qui varie de 5 à 10 ; puis le cytoplasme de l'ascogone devient plus dense et plus chromatique. Enfin, tandis que le trophogone reste indivis, l'ascogone se sépare par une cloison en deux cellules : l'une supérieure, qui restera stérile ; l'autre basilaire, qui donnera les hyphes ascogènes.

Le cytoplasme dans celle-ci devient de plus en plus dense et chromatique.

·Chaque couple se présente donc avec les mêmes caractères que chez les *Monascus ;* mais l'étude en est beaucoup plus difficile parce qu'ici les deux rameaux se trouvent enroulés en plusieurs tours de spirale.

L'ascogone, après son cloisonnement, ne montre que quatre à cinq noyaux ; les autres sont restés dans la cellule terminale ; ceux-ci disparaissent sur place (Pl. XLVI, fig. 3 ; Pl. XLVII, fig. 4-12), ainsi que les noyaux de l'anthéridie ; les phénomènes de dégénérescence que l'on y observe ne sont pas différents de ceux que nous avons suivis sur de nombreux genres et en particulier dans les *Monascus*.

Un doute pourrait peser sur nos résultats, à la suite du mémoire de Clausfen, puisque, ainsi que nous l'avons déjà dit, l'espèce qu'il a étudiée sous le nom de *Boudiera* n'est autre chose que l'*Ascodesmis nigricans*.

Nous allons discuter les deux points controversés :

1° Une communication existe-t-elle entre le trophogone et l'ascogone ?

2° Dans le cas où cette communication existerait, peut-on admettre une fécondation des noyaux de l'ascogone ?

Si on envisage le cas du *Monascus* et celui du *Pyronema*, qui possèdent des appareils initiaux construits exactement sur ce même type, l'existence d'une communication directe entre l'ascogone et le trophogone est indiscutable : on serait donc, *a priori*, disposé à admettre qu'une telle communication doit également exister dans l'*Ascodesmis*.

Je ne suis pas arrivé, malgré tous mes efforts, à apercevoir cette communication : il est vrai que P. Clausfen aurait été plus heureux que nous, car il aurait vu une

large anastomose s'établir entre les deux organes au sommet de la spirale (1).

La comparaison avec les *Monascus* et les *Pyronema* plaide, comme nous venons de le dire, en faveur de l'existence d'une perforation entre le sommet de l'ascogone et celui du trophogone ; mais tout ce que nous pouvons dire, c'est que personnellement nous n'avons pas réussi à la voir : nous avons constaté une fois l'existence sur la membrane de contact d'une plage chromatique qui aurait pu être le commencement de la gélification d'un pore ; mais sa situation était terminale et non latérale (Pl. XLVII, fig. 4).

Le fait en lui-même n'a aucune importance ; il est indifférent, en effet, que le rôle du trophogone s'accomplisse au moyen d'un pore ou par simple osmose.

D'une manière comme de l'autre, la question de fécondation se trouve posée exactement comme chez les *Monascus* et le *Pyronema* : *c'est la cellule basilaire de l'ascogone qui fournit les hyphes ascogènes.*

P. Clausfen s'est donné beaucoup de peine pour essayer de montrer qu'une fusion doit se produire entre les noyaux de l'anthéridie et les noyaux de la cellule basilaire de l'ascogone.

Commençons par noter les points sur lesquels ses observations ne font que confirmer les nôtres ; il est bien établi que l'ascogone se trouve de bonne heure divisé en deux cellules : *cellule supérieure avec deux ou trois noyaux* ; *cellule basilaire avec cinq à six noyaux*. Tandis que le contenu de la cellule basilaire devient dense et chromatique, celui de la cellule supérieure devient vacuolaire et achromatique ; les noyaux de la cellule basilaire ont augmenté de volume, ceux de la cellule supérieure sont entrés en dégénérescence.

(1) P. Clausfen : *loc. cit.*, p. 11.

P. Clausfen veut qu'à ce moment les noyaux de l'anthéridie passent à travers la cellule supérieure, traversent la membrane de séparation et viennent se fusionner avec les noyaux de la cellule basilaire.

On se rappelle qu'à propos du *Monascus*, un élève d'Harper, Olive, avait reculé devant l'invraisemblance d'une membrane qui se *forme*, *disparaît* et se *reforme* à la même place, et qu'il avait suggéré l'idée que ce pourrait bien être la cellule supérieure qui donnerait les asques !

P. Clausfen, lui, n'hésite pas à admettre que la cloison disparait pour se former à nouveau ; il prend toutes sortes de circonlocutions pour prouver que la chose existe, tout en avouant qu'il ne l'a pas vue : « Der Nachweis, dass sie angelost wird, ist sehr schwierig und zwar deshalb, weil nach Kurzer Zeit — ich vermute, an derselben Stelle — eine Membran wieder entsteht (1). » Et plus loin : « Den direkten Nachweis einer Perforation der Membran zwischen den beiden Zellen der dickeren Schraube ascg. und tr. habe ich angefärbten Objecten nicht erbringen können, trotzdem ich eifrig danach gesucht habe. Dass die offnung tatschälich existiert, unterliegt keinem Zweifel, denn man beobachtet bald nach der Entstehung der Verbindung zwischen den Protoplasten der beiden Schraube inder Zelle ascg. der dicken Schraube zehn bis zwölf Kerne, während die dünne Schraube keine Kerne mehr enthält (2). »

Ainsi, la cloison de séparation aurait disparu, parce que la cellule basilaire, au lieu de cinq ou six noyaux, en possède maintenant dix ou douze (3). Pour qu'une telle

(1) P. Clausfen : *loc. cit.*, p. 8.

(2) *Loc. cit.*, p. 11.

(3) Un nombre aussi élevé de noyaux dans la cellule basilaire doit être très rare, car sur les nombreux cas que nous avons examinés à ce stade, le nombre des noyaux de cette cellule ne dépassait pas ordinairement une demi-douzaine.

conclusion pût se justifier, il faudrait que l'on eût affaire à un nombre de noyaux déterminé dans l'ascogone : or ici, pas plus que chez les *Monascus*, on n'observe de nombre fixe ; il varie du simple au double, comme dans les autres articles du thalle.

Il est inutile d'insister davantage : nous avons apporté des faits positifs ; la cloison n'a pas à disparaître pour laisser passage à des noyaux, *car ceux-ci ne quittent pas le trophogone* : ils se comportent comme chez les *Monascus* et le *Pyronema* : *le contenu du trophogone devient clair et vacuolaire de très bonne heure et les noyaux qui n'ont jamais dépassé à aucun moment la grosseur de ceux du thalle entrent en dégénérescence sur place.*

Dans ces conditions, nous n'avons pas à discuter sur les prétendues fusions nucléaires qui se produiraient dans la cellule basilaire ; ces noyaux grossissent en même temps que la cellule elle-même.

On rencontre de nombreux périthèces à ce stade ; ils sont constitués par un petit buisson de pseudo-parenchyme dans lequel les cellules basilaires de chaque couple sont plus au moins déroulées ; elles se reconnaissent facilement à leur contenu et à la grosseur des noyaux (Pl. XLVI, fig. 6-9) ; il est facile de se rendre compte du nombre de ces derniers, qui oscille de quatre à huit généralement. Bientôt, il devient impossible de distinguer les trophogones et les cellules terminales des ascogones (Pl. XLVIII, fig. 1-3).

Nous ne saurions dire si les rameaux qui prennent part à la formation du pseudo-parenchyme proviennent des deux branches ou si le rameau portant les ascogones constitue seul le tubercule périthécial.

Celui-ci montre une polarité très nette : tandis que le tubercule pousse des rhizoïdes à sa base plus ou moins élargie, il bourgeonne à sa face supérieure et aux dépens de son pseudo-parenchyme des poils claviformes

qui s'allongent et se cloisonnent en plusieurs articles : ce sont les paraphyses.

C'est au moment où ces paraphyses commencent à faire leur apparition que se forment les *hyphes ascogènes*, aux dépens des cellules basilaires de chaque ascogone.

Nous avons plusieurs fois observé sur ces hyphes une formation de l'asque en crochet suivant le procédé classique (Pl. XLVIII, fig. 6) ; de son côté, P. Clausfen a fait la même observation. Il est bon toutefois de prévenir ceux qui auront à vérifier ces résultats qu'il est extrêmement difficile de s'en rendre compte dans la plupart des cas ; en effet, la cellule terminale du crochet se trouvant fréquemment masquée, on croit avoir affaire à un simple bourgeonnement de l'ascogone.

Nous n'insisterons pas sur la fusion des deux noyaux dans les diplogamètes et l'accroissement de volume de l'asque et du noyau double de fécondation ; nous dirons seulement que nous avons observé sur ce gros noyau un cas très net de karyokinèse à la première bipartition (Pl. XLVIII, fig. 8).

Chaque asque fournit huit grosses spores brunes à membrane réticulée de 12 à 16 μ de diamètre ; chacune possède en son centre un noyau nucléolé ordinaire (Pl. XLVIII, fig. 7).

Les asques eux-mêmes ont 25 μ de largeur sur une longueur de 50 μ environ.

L'*Ascodesmis* est un Discomycète d'organisation très simple : on voit nettement comment il se rattache aux Périsporiacées.

Les filaments recouvrants, au lieu d'entourer complètement les asques, forment un simple tubercule, alors que les paraphyses correspondent aux poils centripètes des Erysiphées ; ascogones et trophogones ne présentent rien de particulier dans leurs relations réciproques. Enfin

nous connaissons la formation des diplogamètes suivant le mode en crochet.

C'est la première fois que nous trouvons ce mode particulier de formation des diplogamètes ; il faudra probablement encore beaucoup de temps avant qu'on puisse établir tous les intermédiaires entre ce procédé et celui que nous avons rencontré chez les Périsporiacées.

En résumé, nous avons fait connaître, dans l'*Ascodesmis nigricans*, un appareil initial du périthèce formé de couples qui rappellent exactement dans leur manière d'être ceux du *Monascus* ; nous verrons plus loin qu'ils se comportent également comme ceux qui forment les rosettes du *Pyronema confluens*. Clausfen, dans son travail, a, pour une part, confirmé nos observations ; on ne saurait, pour le reste, accepter ses conclusions. L'existence d'une fécondation entre chaque couple est absolument controuvée : nous nous trouvons en face de trois genres dans lesquels une communication directe entre le trophogone et la cellule ascogène est impossible matériellement par suite de la présence d'une cloison ; la dégénérescence des noyaux du trophogone sur place se voit avec la plus grande netteté ; en continuant plus longtemps à admettre leur migration dans l'ascogone, on se placerait en dehors des règles d'une saine critique.

Genre *Pyronema*.

Ce genre, qui comprend une vingtaine d'espèces, est surtout connu par les discussions nombreuses qui se sont élevées à propos de la constitution de l'appareil initial du périthèce et de son rôle chez le *Pyronema confluens*.

Chacun sait que ce sont les frères Tulasne qui en 1866 décrivirent les phénomènes de copulation qui se produisent, dans cette espèce, entre deux organes dont l'un reçut le nom de paracyste et le second celui de macro-

cyste (1) ; ces savants observateurs avaient reconnu la fusion qui s'établit par le moyen d'un pore entre le tube connecteur du macrocyste et le sommet du paracyste ; mais ils ne s'étaient pas prononcés sur la signification de cette copulation.

On sait également que Kihlmann donna en 1883, sur le développement du périthèce chez le *Pyronema confluens*, un mémoire où il décrivit très minutieusement et très exactement la manière d'être des organes copulateurs qui se trouvent dans les rosettes (2) ; il assimila le macrocyste à un ascogone et le paracyste à une anthéridie ; il reconnut également l'origine des hyphes ascogènes. Un des résultats les plus importants de son travail fut de montrer que la cloison qui se trouve à la base du tube connecteur est formée avant la mise en communication du tube avec le paracyste, d'où impossibilité d'un *mélange direct* du cytoplasme de l'anthéridie avec celui de l'ascogone. Aussi Kihlmann évitait-il de se prononcer sur l'hypothèse d'une fécondation dans cette espèce ; avec les notions actuelles que nous possédons sur la sexualité, on aurait pu affirmer dès cette époque que la présence de la cloison séparatrice suffisait à écarter toute idée de fécondation.

Le dernier mémoire en date est celui d'Harper (3) ; il contient d'excellentes observations sur la structure du périthèce et sur son développement ; mais cet auteur a été entraîné, dans son désir de combattre nos idées, à des erreurs presque inexplicables ; nous avons dû donner à ses affirmations concernant l'existence d'une fécondation

(1) Tulasne : *Notes sur les phénomènes de copulation que présentent quelques champignons* (Ann. sc. natur., 5e série, t. VI, p. 217, 1866).

(2) Kihlmann : *Zur Entw. der Ascomyceten* (Acta Soc. Fennicae, XIII, 1883).

(3) Harper : *Sexual Reproduction in Pyronema confluens* (Annals of Botany, vol. XIV, 1900, p. 321).

au stade ascogone un démenti formel et catégorique (1). Nous possédions nos documents depuis longtemps ; nous avons retardé leur publication afin de pouvoir les placer dans le travail d'ensemble que nous publions aujourd'hui.

Pyronema confluens Persoon.

Nous nous rappelons encore l'impression éprouvée à la lecture du mémoire consacré à cette espèce par le professeur Harper. En négligeant même les remarques désobligeantes dont nous étions l'objet, nous ne pouvions manquer d'être frappé par la précision apparente des détails, la beauté des figures et l'assurance avec laquelle étaient présentés résultats et conclusions.

Heureusement, nous avions confiance en nos idées ; nous étions convaincu qu'aucune exception n'était possible dans les lois qui ont réglé l'évolution de la sexualité chez les Champignons ; nous ne pouvions admettre que dans le cycle du développement d'espèces voisines, les unes auraient deux fusions nucléaires successives, alors que les autres n'en posséderaient qu'une. La seconde fusion n'était apparue précisément, selon nous, dans les diplogamètes que par suite de la disparition de la copulation ordinaire des gamètes au stade gamétange.

Il fallut attendre l'époque favorable à la récolte de cette petite espèce, et nous n'étions pas sans inquiétude sur les conditions dans lesquelles il nous serait possible de l'étudier.

En effet, Harper avait réussi à découvrir une station de *Pyronema confluens* végétant sur des feuilles mortes, ce qui lui avait permis, après inclusion dans la paraffine, de faire des coupes en série sur des échantillons à tous les âges et à tous les stades. « In this way the sexual apparatus

(1) P.-A. Dangeard : *A propos d'une lettre du professeur Harper* (Le Botaniste, 9e série, p. 46).

was fixed without distortion, as would hardly have been possible hat the attempt been made to handle the rosettes of oogonia and antheridia separately » (1).

En admettant que nous rencontrions sans trop de difficultés le *Pyronema* sur des charbonnières, il nous serait impossible, pensions-nous, de reprendre ces coupes en série sur des échantillons mélangés de charbon.

Nous eûmes alors l'idée d'essayer des cultures dans un milieu nutritif approprié obtenu en mélangeant à de l'agar-agar la poussière de charbon provenant d'une charbonnière récemment éteinte et couverte de fructifications ; le milieu de culture idéal était trouvé. L'incorporation du charbon à l'agar se fait quand celui-ci commence à se refroidir ; au bout de quarante-huit heures, nos cultures étaient recouvertes de rosettes à tous les états, sans aucune trace d'éléments étrangers ; après six à sept jours, les périthèces mûrs se comptaient par milliers. La récolte n'offrait aucune difficulté : rosettes et périthèces ne montraient qu'une faible adhérence sur le substratum, et il suffisait de racler légèrement la surface pour les obtenir sans aucune déformation et dans leur intégralité ; à cet état, nous les fixions au liquide de Mœrkel, ou au liquide de Flemming, ou bien encore à l'alcool absolu, en vue de l'emploi de colorants différents et variés.

Ce premier résultat avait déjà son importance ; le *Pyronema confluens*, avec notre méthode de culture, devenait d'une étude facile et se prêtait merveilleusement à toutes les exigences de la technique moderne.

Le mycélium est constitué par de gros filaments ramifiés dont les articles de longueur variable contiennent une douzaine de noyaux disséminés dans un cytoplasme vacuolaire, spongieux ou réticulé (Pl. XLIX, fig. 1) : le

(1) Harper : *loc. cit.*, p. 337.

nombre des noyaux est susceptible de varier avec la longueur et l'importance de l'article ; mais jamais il ne se trouve réduit à l'unité, sauf dans le gamétophore, au moment de la formation des diplogamètes. Les noyaux ont la structure ordinaire : le nucléole est plus ou moins gros et le réticulum ou les granulations chromatiques plus ou moins visibles.

Les rosettes commencent à apparaître sur le thalle au bout d'une trentaine d'heures ; la surface de la culture présente alors une sorte de gazon à teinte rougeâtre dans lequel il est facile de reconnaître les groupes de rosettes renfermant à la fois les macrocystes (ascogones) et les paracystes (trophogones). Kihlmann a cru reconnaître, en étudiant ces rosettes, que les macrocystes et les paracystes d'une même rosette provenaient de filaments mycéliens différents. Harper ne s'est pas prononcé sur ce point, les coupes en série ne se prêtant guère à une recherche de ce genre.

La formation des rosettes chez le *Pyronema confluens* se fait exactement comme dans l'*Ascodesmis nigricans* : un rameau se détache d'un filament porteur et se ramifie en une suite de dichotomies irrégulières et rapprochées de telle sorte que le nombre des rameaux théoriquement est de 2, 4, 8, 16, 32 (Pl. XLIX, fig. 3 ; Pl. L, fig. 1).

Que la croissance s'arrête au stade 16 ou 32, nous aurons dans le premier cas huit couples de macrocystes et de paracystes et seize dans le second cas ; or il semble que la première dichotomie sépare déjà le plus souvent la branche qui portera les paracystes de celle qui fournira les macrocystes ; d'autres fois ces deux branches proviennent de filaments porteurs différents ; mais il n'est pas toujours facile de vérifier le fait, ce qui explique l'incertitude de Kihlmann.

Toutes ces modifications n'ont qu'une très faible importance, car nous les connaissons chez d'autres Ascomy-

cètes : elles rappellent les diverses relations de l'anthéridie et de l'ascogone dans le *Dipodascus*, de l'anthéridie et de l'oogone chez les Péronosporées.

En réalité, la ramification par dichotomies successives n'est pas aussi régulière que nous venons de le dire en la résumant schématiquement.

Le rameau qui va donner naissance à un périthèce est d'un diamètre supérieur à celui des filaments ordinaires du thalle ; il fournit deux ou trois branches qui se détachent à angles droits ; ces branches, d'aspect noduleux, se cloisonnent en articles et sur chacun de ces articles se dressent alors de gros rameaux simples ou bifurqués qui en s'allongeant vont devenir des macrocystes et des paracystes. Le cytoplasme, dans les articles de ces branches, renferme fréquemment d'assez grandes vacuoles.

On conçoit qu'il n'est pas facile de déterminer, sur un début de rosette, quelle est la branche qui portera les ascogones et quelle est celle qui produira les trophogones ; il est encore plus difficile de vérifier si les branches viennent de deux filaments différents ; mais, d'autre part, il est incontestable que les ascogones et les trophogones ne sont pas les articles contigus d'une même branche (Pl. XLIX, fig. 4).

Supposons que l'une des branches fournisse huit rameaux dressés verticalement et terminés chacun par un ascogone ; la branche voisine qui lui est parallèle donnera le même nombre de trophogones qui s'intercaleront entre les ascogones. On aura ainsi huit couples dans la rosette.

Étudions en détail l'un de ces couples : l'ascogone s'isole à sa base par une cloison ; il est pyriforme et son extrémité se prolonge en un tube qui se recourbe en croissant ; son diamètre à ce moment est de 20 μ environ ; sa longueur jusqu'à la naissance du tube est de 50 μ ; le cytoplasme est très dense et finement granuleux, presque

homogène ; au centre de l'organe, on remarque quelques vacuoles ; de nombreux noyaux nucléolés, de même taille que ceux du thalle, sont disséminés dans le cytoplasme sans aucun ordre (Pl. XLIX, fig. 4).

Au contact de chaque ascogone se trouve un trophogone d'aspect claviforme : dans sa partie renflée supérieure, le diamètre est de 12 à 15 μ ; en bas, il est seulement de 5 à 6 μ ; l'extrémité arrondie se trouve au niveau du point de départ du col de l'ascogone ou le dépasse légèrement. Le cytoplasme du trophogone à ce moment est très dense, sans aucune vacuole ; il a l'aspect finement granuleux ou strié dans le sens de la croissance ; à son intérieur se trouvent un assez grand nombre de petits noyaux nucléolés semblables à ceux de l'oogone (Pl. XLIX, fig. 4, 5 ; Pl. L, fig. 5).

Nous arrivons maintenant au stade de l'anastomose ; le tube connecteur se recourbe sur la surface du trophogone et très souvent au contact même de cette surface ; si le sommet du trophogone est trop élevé, il s'enroule latéralement autour de lui jusqu'à atteindre le côté opposé. Grâce à ce procédé, l'extrémité du tube connecteur, quand la croissance cesse, se trouve sur le côté externe du trophogone et à une petite distance du sommet.

Il arrive fréquemment que le nombre des trophogones est inférieur à celui des ascogones : en ce cas, deux tubes connecteurs viennent se fixer dans les mêmes conditions sur un trophogone unique ; *cette manière d'être est très fréquente.*

On se rappelle que dans les *Monascus*, une cloison sépare l'ascogone en deux cellules : une cellule supérieure, qui se met en communication avec le trophogone et reste stérile, et une cellule inférieure fertile ; l'apparition de la cloison précède l'anastomose ; nous avons vu la même chose se produire dans l'*Ascodesmis nigricans.*

Ici, les choses se passent exactement de la même

façon : une cloison se forme au bas du tube connecteur qui délimite la cellule inférieure renflée qui donnera les hyphes ascogènes, et une cellule supérieure allongée en tube qui va se mettre en communication avec le trophogone et restera stérile. La cloison est formée avant toute anastomose. Cette cloison se trouve placée au fond d'une sorte d'entonnoir constitué par le sommet de l'ampoule. Elle ressemble aux autres cloisons et montre en son centre une petite perforation : ce pore est parfois traversé par une strie chromatique, comme si les cytoplasmes communiquaient directement d'une cellule à l'autre par cette ouverture ; mais le plus souvent, le pore est bouché par une petite calotte de substance chromatique, et cela soit d'un seul côté, soit des deux à la fois. La même chose se produit pour la cloison basilaire de l'ascogone avec un bouchon gélatineux chromatique souvent beaucoup plus gros.

La présence de ce granule chromatique sur la cloison basilaire du tube connecteur a été signalée d'abord par Kihlmann : Harper l'a retrouvé ensuite ; nous aurons à établir sa persistance jusqu'à un stade très avancé du développement de l'ascogone, ce qui nous permettra d'en tirer quelques conclusions importantes.

La position de cette cloison basilaire a été très bien indiquée par Kihlmann et par de Bary : elle est située au fond d'une sorte d'entonnoir constitué par le sommet de l'ampoule qui se continue insensiblement par le tube connecteur. Sur ce point, Harper a commis une grosse erreur en plaçant cette cloison beaucoup trop bas et en négligeant cette disposition en entonnoir qui est cependant tout à fait caractéristique. Nous verrons plus loin quelle est l'importance de cette constatation.

Ainsi, il est nettement établi : 1° *que la cloison basilaire se forme avant l'anastomose* ; 2° *qu'elle est à paroi épaisse, exactement semblable à celle qui sépare les divers articles*

d'un thalle ; 3° *qu'elle est perforée en son centre, comme chez beaucoup d'Ascomycètes, et que ce pore se retrouve dans les autres cloisons du thalle* ; 4° *que le pore est fréquemment recouvert par un bouchon d'une substance gélatineuse chromatique* ; 5° *que cette cloison occupe le fond d'un entonnoir.*

Nous savons d'autre part que les nombreux éléments nucléaires qui se rencontrent, soit dans le trophogone, soit dans l'ascogone, ont sensiblement jusqu'ici la même grosseur et la même structure (Pl. L).

Nous sommes arrivé au stade où le tube connecteur va se mettre en communication directe avec le trophogone.

L'extrémité du tube, ainsi que nous l'avons vu, se trouve du côté externe du trophogone et à une petite distance du sommet ; il se rétrécit légèrement et s'appuie en se recourbant en bec sur la membrane du trophogone.

Harper croit avoir constaté qu'au niveau où le tube exerce sa pression, il existe dans l'anthéridie une portion discoïde de cytoplasme finement granuleux et dépourvu de noyau, et tout aussitôt il l'assimile à la papille réceptive des oosphères d'*Œdogonium* et de *Vaucheria*. D'un autre côté, ayant remarqué que l'extrémité du tube connecteur renferme un cytoplasme plus dense et plus finement granuleux que dans le reste de l'article, et qu'à cet endroit les noyaux sont absents, il considère également cette disposition comme équivalente à la papille réceptive des algues citées plus haut. La papille de l'anthéridie ne se montre qu'au moment même où le contact s'établit, et celle du tube connecteur apparaît quand le bec se différencie.

Nous pensons qu'il n'y a pas lieu de faire ces distinctions : l'extrémité du tube connecteur renferme, comme la plupart des articles mycéliens en voie de croissance, un cytoplasme dense, presque homogène et dépourvu de noyau sur une longueur plus ou moins grande ; il s'agit

là d'un phénomène général, et nous ne voyons pas la nécessité de considérer cette structure comme l'équivalent d'une papille réceptive. Nous en dirons autant en ce qui concerne le trophogone ; le prétendu disque analogue à une papille réceptive n'a été figuré par Harper lui-même (Pl. XIX, fig. 7-12) qu'après la mise en communication des cytoplasmes des deux organes, et alors il s'agit évidemment du cytoplasme hyalin du tube se mélangeant à celui du trophogone. Le cas fréquent où deux tubes connecteurs viennent s'anastomoser *en des points différents* d'un trophogone montre bien d'ailleurs qu'une papille réceptive à position fixe n'est nullement nécessaire à l'anastomose.

Ce qui est vrai, c'est que le trophogone a une action attractive sur le tube connecteur et qu'il s'agit vraisemblablement de phénomènes chimiotactiques comme dans les cas analogues : la position du tube connecteur influe elle-même sans doute sur la localisation et la distribution des substances chimiotactiques qui interviennent.

On se rappelle que chez le *Monascus purpureus* avec une disposition semblable des appareils, il se produit exceptionnellement sur le trophogone même une protubérance ou un rameau court en face de l'extrémité de l'ascogone, si ce dernier par hasard n'est pas au contact; c'est là vraiment qu'on pourrait parler de papille réceptive, et pourtant, dans la grande majorité des cas, il n'existe rien de pareil.

Nous devons faire une remarque à l'adresse de ceux qui voudraient étudier ces questions plus à fond : le phénomène d'anastomose que nous étudions ici rentre dans ceux qui régissent l'union des gamétanges chez les Siphomycètes et en particulier chez les Péronosporées ; il n'a donc aucun rapport direct de filiation soit avec les Vauchéries, soit avec les *Œdogonium*.

La façon dont s'établit la perforation rappelle ce que nous avons vu chez les *Monascus* : la surface de contact entre l'extrémité du tube connecteur et le trophogone est

dissoute graduellement par un ferment ; elle est gélifiée et, à cet état, elle se colore par la safranine, ainsi que l'a constaté Harper : cela rappelle le mode de pénétration d'une zoospore de Siphomycète à travers une membrane de cellulose. En ce qui concerne les *Monascus*, nous avons vu deux taches chromatiques débuter de chaque côté de la membrane double de contact pour se rejoindre finalement de manière à assurer une perforation complète. Si l'un des organes seul sécrète le ferment, on s'explique assez difficilement la présence de ces deux taches chromatiques opposées. Dans le cas du *Pyronema*, Harper admet que l'action digestive qui s'exerce sur la membrane vient, en grande partie du moins, de l'intérieur du tube connecteur.

Quoi qu'il en soit, à la suite de cette digestion, les deux organes communiquent librement par un pore dont le diamètre est légèrement inférieur à celui du tube. Les divers auteurs qui ont étudié cette anastomose ont noté un épaississement notable du tube suivant la ligne de concrescence avec le trophogone. La chose n'a pas d'autre importance, sauf pour Harper, qui voit déjà un flot de noyaux arrivant de l'anthéridie et se précipitant par l'étroite ouverture vers l'oogone en produisant un effort considérable de traction sur la membrane: « Without doubt, this extrarein forcement of the walls at this point is necessary to withstand the strain wich comes with the passage of the nuclei from the antheridium into the conjugating tube. The flow of nuclei from the relatively wide cavity of the antheridium through the narrow pore and beak of the conjugating tube must produce considerable strain of on the walls of the latter, and the thick irregular ring-shaped thickening provides against the possibility of a rupture (1). »

(1) Harper : *loc. cit.*, p. 348.

Malheureusement pour cette explication, cette migration des noyaux du trophogone se précipitant en flot irrésistible vers l'ascogone au travers du tube n'existe point ; il suffit de constater simplement que l'épaississement en question assure la solidité de l'anastomose.

Nous avons maintenant à étudier les changements qui se produisent dans l'ascogone, dans le tube connecteur et dans le trophogone.

Nous avons laissé l'ascogone au moment où s'établissait la cloison basilaire du col ; son diamètre était de 20 μ, sa longueur de 50 μ environ. Pendant la formation de l'anastomose, l'ascogone augmente de volume et il tend à prendre un contour presque sphérique : ainsi les dimensions deviennent les suivantes : longueur 55 μ; largeur 44 μ. D'une manière générale, on peut dire que la largeur seule de l'organe augmente du simple au double ; un peu plus tard, l'ascogone est sphérique avec un diamètre moyen de 50 μ.

Il est nécessaire de bien retenir que, dans cette transformation, la portion dans laquelle se trouve la cloison *conserve toujours sa forme en entonnoir*, moins prononcée qu'auparavant, mais cependant très nette. Cette cloison ne se trouve par conséquent jamais dans la position figurée par Harper, c'est-à-dire dans la continuation même de la membrane de l'ascogone ; de plus, on y retrouve le bouchon gélatineux qui recouvre le pore central de cette cloison.

Le contenu de l'ascogone a subi de son côté certaines modifications : les vacuoles assez petites dont nous avions constaté la présence au stade précédent, et qui occupaient le centre de l'organe, sont devenues très grandes et, dans ces conditions, elles se rapprochent davantage de la surface; leur diamètre à quelques-unes atteint 7 et 8 μ.

Le nombre des noyaux est d'environ deux cents ; ces noyaux ont grossi du double ; ils se distinguent avec la

plus grande netteté dans le cytoplasme, avec leur nucléole bien développé, leur membrane nucléaire à double contour et leur nucléoplasme homogène, granuleux ou réticulé. Ces noyaux sont d'abord irrégulièrement dispersés comme dans l'ascogone jeune ; puis ils montrent une tendance très nette à émigrer vers la surface de l'organe ; ce fait est en rapport avec la fusion de toutes les vacuoles en une grande vacuole centrale, phénomène que nous étudierons plus loin (Pl. LI, fig. 1-2).

De toutes ces modifications que nous venons de constater dans l'ascogone, la plus importante est celle qui concerne l'augmentation de volume des noyaux, leur richesse en chromatine et leur tendance à se grouper à la périphérie de l'organe.

Examinons maintenant les changements qui se sont produits dans le tube connecteur pendant ce même temps.

Le tube connecteur possédait au début un cytoplasme dense finement granuleux ; ce cytoplasme devient de structure réticulée-vacuolaire ; les noyaux entrent alors en dégénérescence. Le nombre de ces noyaux est ordinairement de quinze à trente ; mais nous devons ajouter que nous avons observé les plus grandes variations à ce sujet. La dégénérescence de ces noyaux se produit de la manière suivante : le noyau devient vésiculeux ; le nucléole, très petit, reste un moment très sensible aux colorants et par conséquent très visible ; puis il disparait. Du noyau, il ne reste plus qu'une vésicule exactement sphérique ; sa surface montre assez longtemps quelques granulations chromatiques ; mais le centre est rempli d'eau ; ces vésicules sont transparentes. Sous cet état, leur dispersion dans le cytoplasme varie beaucoup ; on les trouve parfois accumulées à la base du tube, pressées les unes sur les autres.

Harper a nettement vu cette dégénérescence des noyaux du tube, et nos observations sur ce point ne font que con-

firmer les siennes ; *aussi est-il inexplicable qu'il n'ait pas vu le même phénomène se produire dans le trophogone, alors que les stades de dégénérescence nucléaire y sont identiques, passent par les mêmes phases,* dans le même temps ordinairement.

Le trophogone, contrairement à ce que nous avons vu pour l'ascogone, conserve sa forme générale et ses dimensions ; son contenu seul change. Le cytoplasme était dense et finement granuleux ; de nombreuses vacuoles apparaissent qui sont ensuite remplacées par une grande vacuole située au sommet ; une autre grande vacuole se montre au-dessous de la première ; d'autres succèdent, si bien que le cytoplasme se trouve refoulé en calotte à la partie supérieure du trophogone ou ne forme plus que des trabécules élargis au voisinage de la paroi. Les noyaux, au nombre d'une centaine au plus, montrent d'abord une réduction de leur nucléole qui finit par disparaître, ainsi que le nucléoplasme (Pl. LI, fig. 1, 3, 4) ; il ne reste plus bientôt qu'une vésicule transparente à la surface de laquelle les derniers restes de chromatine se réfugient pour se dissoudre ensuite plus ou moins complètement (Pl. LI, fig. 5, 6, 7). Le stade vésiculeux transparent des éléments nucléaires en dégénérescence peut exister avec des caractères identiques à la fois dans le trophogone et le tube connecteur d'un même couple : le cas est assez fréquent ; d'autres fois, les noyaux sont au stade vésiculeux dans le tube, alors que dans le trophogone ils forment de petites taches chromatiques. Lorsque les premières vacuoles apparaissent dans le trophogone, les noyaux sont dispersés dans tout le cytoplasme ; plus tard, on les retrouve plus ou moins désagrégés dans la calotte supérieure ou dans les trabécules.

Les phénomènes de dégénérescence des noyaux du trophogone sont aussi nets et aussi faciles à constater que dans le tube ; aussi n'arrivons-nous pas à comprendre

comment Harper figure ces noyaux du trophogone avec les mêmes caractères que ceux de l'ascogone. *Or, dans un même couple, tandis que les noyaux de l'ascogone sont relativement volumineux, possèdent un gros nucléole avec nucléoplasme abondant, ceux du trophogone sont petits, vésiculeux, transparents ou réduits à un granule* ; la différence est tellement frappante qu'elle impressionnerait un profane.

Avant d'aller plus loin, il est bon d'indiquer le cloisonnement qui s'est produit de bonne heure à la base de l'ascogone et aussi du trophogone, et déjà décrit par Harper : c'est ainsi que sous l'oogone on rencontre ordinairement deux gros articles en tonnelet renfermant des noyaux ordinaires ; les cloisons possèdent un pore central recouvert d'un seul côté ou des deux côtés par un bouchon gélatineux chromatique ; de ces articles de l'ascogone naissent les filaments recouvrants (Pl. XLIX, fig. 6-7). Dans l'appareil initial du périthèce, un couple arrivé à ce stade du développement montre donc d'un côté un ascogone sphérique avec deux cents gros noyaux environ qui tendent à se grouper sous la membrane ; d'autre part, un trophogone et un tube connecteur qui ne renferment qu'un nombre de noyaux moitié moindre réduits à l'état de vésicules transparentes ou de granulations chromatiques. Les deux systèmes sont séparés par une forte cloison qui occupe une position nettement déterminée (Pl. LI, fig. 5).

Suivant nos observations appuyées sur l'examen d'échantillons en parfait état et de préparations extrêmement démonstratives, voici comment se poursuit le développement.

Dans l'ascogone toutes les vacuoles ne sont bientôt plus séparées les unes des autres que par des trabécules de plus en plus minces ; le cytoplasme forme sous la membrane une couche pariétale à l'intérieur de laquelle tous les noyaux sans exception viennent se grouper. Ce stade

est tout à fait caractéristique : le cytoplasme pariétal est chromatique, finement granuleux et très dense ; les noyaux qui ont maintenant un diamètre de 2 μ5 environ, sont disposés soit sur deux rangs, soit sur un seul rang : on peut les dessiner facilement à la chambre claire dans la position même qu'ils occupent ; ils sont régulièrement espacés ; on en compte une quinzaine dans le même plan, une quarantaine dans la section en faisant varier le point. Avec cinq sections en moyenne dans le même oogone, cela nous fait un total de deux cents (Pl. LIII, fig. 1-5).

Cette disposition persiste pendant une période assez longue du développement, car la proportion des ascogones qui sont à cet état dans nos préparations varie de 1/4 à 4 5 environ.

Pendant cette même période, les noyaux du trophogone et du tube, qui sont encore parfois visibles au moment où ceux de l'ascogone sont déjà disposés en couche pariétale, achèvent de se désagréger tout à fait ; le cytoplasme subit une singulière transformation qu'il nous a été donné de voir autant de fois que nous l'avons voulu ; il devient gélatineux et se colore en rouge par la safranine. On peut ainsi observer des tubes connecteurs, remplis à moitié ou aux trois quarts de cette substance gélifiée colorable : elle touche à la cloison et de là s'étend plus ou moins haut ; elle est fréquemment striée et les stries ont leur convexité tournée vers la cloison. Dans le trophogone, cette substance présente l'aspect qu'avait le cytoplasme lui-même ; elle est donc disposée en longs trabécules, avec des amas situés çà et là sous la membrane.

A partir de ce moment, nous n'avons plus à nous occuper du tube connecteur et du trophogone : on y retrouvera seulement cette substance gélatineuse colorable plus ou moins abondante et disposée de façon variable.

La cloison basilaire du tube est toujours à sa place ; elle montre encore le bouchon gélatineux qui recouvre le pore

central; et ce bouchon se voit soit d'un seul côté, soit des deux à la fois.

Nous sommes arrivés au stade où l'ascogone va bourgeonner à sa surface les hyphes ascogènes; comme dans tous les exemples que nous avons étudiés, aucune fécondation n'est possible dans l'appareil initial du périthèce; on suit sur place la dégénérescence des noyaux du trophogone; dans les cas où ces noyaux auraient une tendance à passer dans l'ascogone, ils en seraient empêchés par une épaisse cloison. La disposition qui existe ici est semblable à celle des *Monascus :* un élève d'Harper, Olive, se rendant compte, à propos de ce dernier genre, de l'impossibilité pour les noyaux du trophogone de traverser la cloison qui sépare la cellule supérieure de la cellule inférieure, préférait supposer gratuitement que c'est la cellule supérieure qui fournit les hyphes ascogènes; nous avons fait justice de cette hypothèse gratuite qui ne tenait pas compte des observations déjà publiées par nous. Ici, on n'a même pas cette ressource, car la cellule supérieure n'est autre chose, dans le *Pyronema*, que le tube connecteur.

Or Harper a donné une description de la fécondation dans le *Pyronema* que nous n'oserions pas reproduire en entier, tant elle soulève de réflexions diverses.

On sait déjà qu'Harper a décrit très exactement la dégénérescence des noyaux du tube connecteur; mais il admet ensuite par une erreur inconcevable que les noyaux du trophogone prennent la même structure et la même grosseur que ceux de l'ascogone; puis il prend ces noyaux du trophogone, leur fait traverser en son entier le tube connecteur, supprime la cloison basilaire qui est un obstacle à leur passage, les fait entrer dans l'ascogone, décrit un mode d'agrégation suivi d'une fusion par couples avec les noyaux de l'ascogone, replace ensuite la cloison basilaire à sa place primitive, discute la question

de savoir si la fécondation a lieu au moment de la première anastomose ou à la destruction momentanée de la cloison transitoire.

Le passage relatif à la migration des noyaux du trophogone dans le tube, indépendamment de toute observation directe, soulèverait déjà de très fortes objections.

L'auteur reconnaît que le cytoplasme du tube se transforme en une masse dense chromatique désorganisée et il n'hésite pas à la faire traverser par deux cents noyaux sur une longueur de 50 μ ou davantage. Et ces noyaux abandonnent le cytoplasme, qui est leur raison d'être, pour franchir seuls cette longue distance, à travers une substance inerte et visqueuse (1).

Les changements qui, suivant Harper, se produisent dans l'oogone pendant cet exode des noyaux, ne répondent pas davantage à la réalité des faits. Ainsi, lors de la migration des noyaux anthéridiens, le cytoplasme de l'oogone change de caractère ; les noyaux, qui étaient dispersés régulièrement dans tout l'organe, *s'amassent maintenant au centre en une sphère dense,* dont le diamètre est environ la moitié de celui de l'oogone. Très fréquemment, au lieu de former une sphère, cette *agrégation de noyaux* se dispose en un *croissant irrégulier* ou en *plusieurs masses distinctes*.

C'est à ce moment que, la cloison basilaire du tube disparaissant, les noyaux anthéridiens sont admis dans l'oogone, gagnent la masse centrale et se mélangent aux noyaux femelles.

Notre propre description a montré que le développement normal de l'ascogone ne comporte pas cette accumulation des noyaux vers le centre de l'organe ; ces noyaux se disposent au contraire très régulièrement dans la couche pariétale de protoplasma (Pl. LIII, fig. 1-5).

(1) Harper : *loc. cit.*, p. 349.

Harper n'a pas vu ce dernier stade important entre tous par sa netteté et sa durée, et il lui en substitue un autre, qui manifestement présente un caractère d'anomalie très prononcé. Ces noyaux réunis dans une sphère de cytoplasme central qui peut être remplacée par plusieurs masses distinctes ou encore par un croissant irrégulier ; cette transformation du protoplasma autour des noyaux, avec disparition d'une grande quantité de substance chromatique, tout cet ensemble relève d'un cas tératologique dont nous avons essayé de retrouver les causes.

Si l'on immerge dans l'eau des rosettes de *Pyronema*, les oogones ne tardent pas à différencier leur contenu en une couche externe homogène, réfringente d'abord, incolore et aqueuse par la suite, tandis que le centre de l'oogone est occupé par une masse sombre granuleuse ; l'aspect est sensiblement celui qui a été figuré par Harper ; mais ce sont là des phénomènes qui, prolongés un certain temps, entraînent la mort de l'organe. D'une manière générale, l'immersion du champignon dans l'eau apporte des troubles dans la structure normale : c'est ainsi que certains de nos échantillons ont été placés, à titre d'essai, dans l'eau avant la fixation ; ils montraient des différences sensibles avec ceux qui avaient été fixés directement ; le cytoplasme était plus granuleux et la dispersion des noyaux dans l'oogone n'offrait plus la même régularité.

L'action directe de l'eau agissant par osmose a pour effet de hâter la distribution des noyaux pariétaux de l'oogone dans tout le cytoplasme avant leur sortie dans les filaments ascogènes ; prolongée un certain temps, elle produit des accumulations irrégulières du genre de celles qui ont trompé Harper.

Nous pardonnerions volontiers à notre contradicteur une erreur de ce genre ; mais nous trouvons qu'il est inexcusable lorsque, dans une dizaine de pages, il donne

avec de nombreux détails la description d'une fécondation qui n'existe pas à ce stade.

Kilhmann avait reconnu qu'aucune communication directe ne se produit entre le contenu de l'anthéridie et celui de l'oogone ; par suite, le passage des noyaux dans l'oogone est impossible, et il faut renoncer à toute idée de fécondation.

La première chose à faire était de vérifier si oui ou non la cloison basilaire du tube connecteur persiste : or rien n'est plus facile que de constater sa présence constante à tous les stades du développement, *ainsi que nous l'avons indiqué précédemment* (1).

D'un côté, nous avons les observations de Kilhmann qui montrent la persistance de la cloison basilaire au fond d'un entonnoir formé par le col de l'ampoule de l'ascogone ; nous apportons de notre côté la preuve que la cloison en question n'a pas changé pendant tout ce développement, qu'elle a été constituée au début comme toutes les autres cloisons du thalle avec un pore central ; nous montrons que ce pore central est obturé jusqu'à la fin, soit des deux côtés, soit d'un seul, par un bouchon gélatineux.

En face de ce faisceau de preuves, que nous oppose Harper ? *Il n'a même pas su fixer la position exacte de cette cloison* avant la disparition qu'il annonce (Pl. XIX de son mémoire, fig. 6-10) ; d'un autre côté, si elle disparaissait réellement, le tube se trouverait plus tard fermé non pas par une nouvelle cloison, mais bien par une sécrétion externe du cytoplasme de l'ascogone, comme dans les oospores ; il n'existerait naturellement ni pore ni bouchon gélatineux. Or, rien n'est plus facile que de retrouver à ce dernier stade la cloison au fond de son entonnoir et le bouchon gélatineux à sa place.

(1) P.-A. Dangeard : *A propos d'une lettre du professeur Harper*, *loc. cit.*, p. 51.

La cause est depuis longtemps jugée ; ajoutons cependant encore un mot au sujet des conditions dans lesquelles se ferait la fécondation.

« The number of male nuclei which enter the oogonium does not appear to be exactly the same as the number of egg nuclei to be fertilized. I have counted them in several cases and found upwards of two hundred in each sexual cell (1).»

De notre côté, nous avons compté le nombre des noyaux contenus dans chaque organe ; or si l'ascogone renferme jusqu'à 200 noyaux, le trophogone n'en contient pas plus d'une centaine : il existe donc une inégalité de moitié environ entre le nombre des éléments nucléaires destinés, selon Harper, à se fusionner.

De plus, nous avons rencontré *très fréquemment* dans nos cultures des trophogones ordinaires qui étaient perforés par deux tubes connecteurs appartenant à deux ascogones différents (Pl. LII, fig. 1-5) ; *c'est ce qui nous a permis d'affirmer déjà que dans le cas d'une fusion par paires s'effectuant selon les conditions indiquées par Harper, une moitié et même souvent les trois quarts des noyaux femelles resteraient inutilisés.*

Nous renonçons à poursuivre plus loin notre critique ; nous conseillons cependant à nos lecteurs de lire les pages 355 et 356 du mémoire en question : ils verront jusqu'où peut aller l'imagination quand elle s'allie à quelque chose de plus fort encore que le parti pris.

Nous allons maintenant reprendre notre propre description à l'endroit où nous l'avions laissée ; les noyaux du tube connecteur et ceux du trophogone se sont désagrégés sur place ; dans ces deux organes, on ne trouve plus qu'une substance gélatineuse chromatique inerte.

Dans l'ascogone, les noyaux sont rangés régulière-

(1) Harper : *loc. cit.*, p. 353.

ment dans une couche pariétale de protoplasma dense et chromatique ; cette couche entoure un grand espace central traversé par des trabécules et rempli d'eau.

C'est à ce stade que nous avons rencontré au centre de l'ascogone des disques chromatiques dont le nombre augmente peu à peu ; ces disques sont constitués par des granules réunis sur un seul plan ; ils ont tout à fait l'apparence d'une plaque équatoriale, soit qu'on les regarde de face, soit qu'on les observe de profil. Nous avions pris au début ces disques pour des noyaux en division. Une étude plus complète nous a montré qu'il s'agissait d'une substance spéciale, servant de réserve probablement et analogue à la mucorine qui est si abondante dans les zygospores des Mucorinées (1).

Le nombre de ces disques varie dans d'assez grandes proportions ; on en observe de deux à vingt dans une même section ; ils apparaissent au moment où les noyaux émigrent vers la périphérie ; quelquefois ils se présentent sous la forme d'une plaque chromatique complètement homogène, d'une largeur de 2 μ 5 ; d'autres fois, cette plaque est fractionnée en portions plus chromatiques qui donnent alors l'illusion de chromosomes. En dehors de l'ascogone, ces éléments sont assez rares ; nous en avons vu cependant dans les hyphes ascogènes et aussi dans les filaments mycéliens.

Il nous semble que ces disques représentent une des formes sous laquelle la chromatine des noyaux peut cristalliser ; la mucorine en est une autre variété. Cette chromatine en excès est ainsi mise en réserve et elle se dissout au moment où l'activité nucléaire va entrer en jeu à nouveau pour fournir aux besoins de la karyokinèse. L'excès de chromatine provient sans doute de la dégé-

(1) P.-A. Dangeard : *Les ancêtres des Champignons supérieurs* (Le Botaniste, 9e Série).

nérescence des noyaux du trophogone et du tube connecteur.

Quoi qu'il en soit, nous sommes arrivé au moment où les hyphes ascogènes vont bourgeonner à la surface de l'ascogone. Déjà, les filaments recouvrants provenant des articles basilaires de l'ascogone se dressent de toutes parts entre les rosettes ; en deux ou trois heures, ils arrivent souvent à dépasser la surface de ces dernières : leur cytoplasme dense et homogène montre maintenant des vacuoles : une ou deux cloisons apparaissent.

Dans les ascogones le cytoplasme abandonne la paroi et se distribue dans tout l'intérieur de l'article (Pl. LIII, fig. 6) ; les noyaux suivent ce mouvement, et on les trouve maintenant dispersés dans un protoplasma granuleux ; ce dernier, qui est d'abord assez dense, plus tard devient trabéculeux vacuolaire et lorsqu'il est passé dans les hyphes ascogènes, on peut encore trouver dans l'ascogone un plus ou moins grand nombre de noyaux autour desquels il n'existe que des traces à peine perceptibles de protoplasma.

Les hyphes bourgeonnent en plus ou moins grand nombre dans l'ascogone ; ils apparaissent de préférence au voisinage de l'équateur, et de là leur formation s'étend jusqu'à la base ; ce sont de gros filaments d'un diamètre de 6 μ environ qui s'allongent et se ramifient irrégulièrement au milieu des filaments recouvrants ; ils sont un peu rétrécis à leur base d'insertion sur l'ascogone. Les noyaux s'engagent les uns après les autres dans ces hyphes, au fur et à mesure de leur croissance.

D'après la description d'Harper, ces hyphes ascogènes sont en légère avance sur le développement des filaments recouvrants ; aussi croissent-ils d'abord vers le bas de l'ascogone à la rencontre de ces derniers, avec lesquels ils s'entre-croisent de la façon la plus irrégulière ; puis les deux sortes d'éléments, tout en restant mélan-

gés, se dressent et s'allongent rapidement en touffe pour former le jeune périthèce.

Dans nos cultures les filaments recouvrants étaient presque toujours déjà dressés autour de l'ascogone au moment où les hyphes commençaient à bourgeonner.

Nous signalerons également une autre petite différence sans grande importance.

Suivant Harper, les filaments recouvrants se disposent de telle sorte que, dans une rosette, la surface externe des divers ascogones reste nue ; cette disposition pourrait persister jusqu'à la maturité du périthèce. Dans nos préparations, il était assez rare que des ascogones d'une rosette ne fussent pas complètement entourés par des filaments recouvrants ; en règle générale, si la production de ces filaments paraît plus active au centre de la rosette entre les divers ascogones, il n'en est pas moins vrai qu'elle s'étend aussi en épaisseur variable sur la surface externe de chacune des ampoules.

Les hyphes ascogènes et les filaments recouvrants poussent verticalement en restant mélangés : ces derniers prennent les devants et forment une sorte de cône qui grossit par l'arrivée de nouveaux filaments, sans toutefois changer de forme ; à un moment donné, tandis que ces filaments recouvrants, après s'être ramifiés, se prolongent en une couche épaisse de paraphyses, les hyphes ascogènes restent à la base de ces paraphyses et se ramifient horizontalement.

Nous ne pouvons que confirmer sur ces divers points l'exactitude de la description d'Harper : les hyphes ascogènes sont cloisonnées en articles de longueur variable avec de nombreux noyaux : ceux-ci ont un diamètre deux ou trois fois supérieur à celui des noyaux appartenant aux filaments recouvrants ; le cytoplasme des hyphes ascogènes est aussi plus dense, plus granuleux, plus chromatique ; celui des filaments recouvrants est vacuo-

laire. Les paraphyses sont cylindriques, cloisonnées de loin en loin, avec un cytoplasme aqueux et des noyaux petits vésiculaires.

Il nous reste à décrire, d'une part la formation des diplogamètes, d'autre part celle des spores dans l'asque.

Sur le premier point, nous n'avons rien à ajouter aux observations d'Harper ; celui-ci a retrouvé dans le *Pyronema confluens* le mode de formation en crochet que nous avons fait connaitre autrefois pour un certain nombre d'espèces. Nous avons cherché sans grand succès, sur des préparations cependant excellentes, à compter le nombre des chromosomes dans la division des deux noyaux du crochet. Dans ces divisions, le nucléole avait souvent disparu complètement, alors qu'Harper le représente aussi net que dans les mitoses de l'asque. Dans ces noyaux on arrive à distinguer trois ou quatre granules chromatiques ; mais comme il est difficile de savoir, à cause des dimensions trop faibles du noyau, s'il s'agit d'un noyau reconstitué ou d'une plaque équatoriale, on ne peut vraiment que conjecturer l'existence de quatre chromosomes à ce stade. Au stade de la métaphase, les granules sont moins nets et par conséquent moins faciles à compter.

Nous arrivons au développement des asques. Ici notre description s'éloigne très sensiblement de celle qui a été donnée par Harper.

Le cytoplasme de l'asque, au moment de la première mitose, occupe le sommet ; il est limité inférieurement par une surface concave qui le sépare du liquide aqueux remplissant toute la partie inférieure de l'asque : le cytoplasme vers le haut renferme des vacuoles, alors que plus bas il est dense et plus ou moins homogène ou granuleux (Pl. LIV, fig. 1). Le gros noyau de fécondation se trouve non loin de la base : à la prophase, on observe successivement un stade réticulé auquel succède un stade

peloton extrêmement net : les chromomères sont représentés par des nodules distincts ; en un point, au contact de la membrame nucléaire, se trouve un petit corpuscule représentant le centrosome.

Au stade de la plaque équatoriale, le diamètre du noyau n'a pas beaucoup changé ; le fuseau est assez étroit ; il s'appuie par ses deux extrémités sur la membrane nucléaire qui, en ce point, montre un petit disque chromatique d'où rayonnent quelques stries. Le reste du noyau est occupé par un liquide clair dans lequel se trouve le nucléole.

Contrairement à ce que l'on aurait pu prévoir, l'orientation du fuseau, à cette première mitose, n'est pas constante ; certains fuseaux sont parallèles ou perpendiculaires à l'axe, d'autres sont plus ou moins inclinés sur cet axe.

La numération des chromosomes à cette première mitose présente des difficultés particulières ; d'une manière générale, on peut dire qu'ils paraissent plus gros et plus nombreux qu'aux divisions suivantes : pour certaines plaques, nos notes portent soit mention : « Fait l'effet d'une dizaine » ou celle-ci : « Pas plus de quatre à cinq chromosomes ». Il est assez difficile de concilier ces deux impressions qui semblent s'exclure. En y réfléchissant cependant, on pourrait croire que la première mention s'applique à un stade où les chromosomes des noyaux copulateurs n'ont pas encore perdu leur individualité, alors que la seconde mention concernerait un état plus avancé dans lequel la fusion par couples serait complète en vue de la réduction chromatique.

Ce qui est certain, c'est que nos figures ne ressemblent pas du tout à celle qui a été donnée par Harper pour cette première mitose et dans laquelle on aperçoit des granules dispersés tous au travers d'un fuseau.

Les deux noyaux provenant de cette première mitose

se placent l'un au-dessus de l'autre ; l'ancien nucléole ayant disparu pendant la division, un autre se reforme dans chacun d'eux ; des granules chromatiques sont au contact de la membrane formant une sorte de croissant.

A la seconde mitose, les fuseaux sont parallèles à l'axe ou inclinés sur cet axe suivant un angle variable (Pl. LIV, fig. 2) ; ici, toutes nos notes portent sans exception la mention : « quatre ou cinq chromosomes ». De l'ensemble de ces notes, de la comparaison de nos dessins à la chambre claire, de la revision de nos préparations, nous croyons pouvoir dire que le nombre des chromosomes est de quatre. A la métaphase, le nucléole est abandonné dans le cytoplasme et les nouveaux noyaux se reconstituent sous forme d'une vésicule claire, à la surface de laquelle on continue à voir pendant quelque temps les chromosomes disposés en croissant. Ces noyaux sont disposés à quelque distance les uns des autres dans l'axe ou plus ou moins obliquement.

Le cytoplasme de l'asque à ce moment est fréquemment limité en haut par une grande vacuole provenant de la fusion des nombreuses vacuoles qui s'y trouvaient auparavant.

Les quatre noyaux provenant de la seconde mitose atteignent un diamètre de 5 à 6 μ lorsqu'ils sont revenus à l'état de repos : la membrane nucléaire se montre d'autant plus nettement que le contenu est incolore, à peine traversé par de fins trabécules ; le nucléole est assez gros. De ce côté, la structure n'offre donc rien de particulier ; il en est tout autrement au voisinage immédiat de ces noyaux.

Nous allons décrire les divers cas qui peuvent se présenter :

1° Chaque noyau est accompagné par un corpuscule de structure homogène, très dense, et coloré en bleu dans la triple coloration de Flemming ; le contour de ce

corpuscule est très net et il tranche par sa teinte sur le fond du cytoplasme ordinaire ; le centre de la sphérule est occupé par un granule chromatique coloré en rouge ; ces formations s'appuient sur la membrane nucléaire, en prenant un contour elliptique (Pl. LIV, fig. 3).

2° Dans une autre disposition qui semble représenter un stade plus avancé, les noyaux sont plus éloignés les uns des autres ; trois seulement étaient visibles dans la section ; celui du haut montrait deux corpuscules opposés ; la centrosphère bleue avait la forme d'un fuseau et dans l'une d'elles, au lieu d'un seul granule rouge au centre, on en trouvait deux ou trois. Les deux noyaux inférieurs ne montraient chacun qu'un seul corpuscule, ayant d'ailleurs la même structure que les précédents. Les centrosphères bleues de cytoplasme dense et homogène se distinguent nettement du cytoplasme granuleux qui les entoure (Pl. LIV, fig. 9).

3° Dans un troisième cas, deux noyaux qui peut-être proviennent de la première mitose montrent deux centrosphères de même structure ; l'une d'elles est *séparée* de la membrane nucléaire par un espace assez large, l'autre s'applique en se déformant sur la membrane nucléaire ; le centrosome est aplati en croissant (Pl. LIV, fig. 13).

4° Au voisinage d'un noyau provenant de la première ou de la seconde mitose, on trouve d'un côté un disque chromatique, de l'autre une sphérule renfermant au centre un granule entouré d'une substance achromatique : ces formations sont à quelque distance du noyau ; ce sont des stades différents des précédentes.

5° Sur un noyau de la première mitose, si l'on en juge par sa grosseur, nous voyons au contact de la membrane nucléaire un de ces corpuscules en division ; à l'intérieur du noyau on aperçoit le réseau du spirème (Pl. LIV, fig. 7).

Ces diverses observations montrent que nous nous trouvons en présence de centrosomes ordinaires, avec leur centrosphère et un granule chromatique ou plusieurs ; nous voyons aussi que ces éléments ne sont pas nécessairement en contact immédiat avec la membrane du noyau, mais qu'ils peuvent être situés à quelque distance dans le cytoplasme.

Revenons maintenant à la troisième mitose, qui sera la dernière : d'une manière générale, les fuseaux s'orientent transversalement par rapport à l'axe (Pl. LIV, fig. 6) ; les chromosomes sont au nombre de quatre dans chaque plaque équatoriale ; ces chromosomes étaient souvent tellement distincts qu'on pouvait fixer leur position à la chambre claire ; on s'expliquerait difficilement une erreur de un ou deux dans la numération. A plus forte raison, nous semble-t-il complètement impossible d'évaluer à dix chromosomes, ainsi que le fait Harper, le nombre des chromosomes chez le *Pyronema confluens*. En consultant les figures qu'il nous donne de la karyokinèse, on se rend compte qu'il n'a pas eu à sa disposition de stades aussi favorables à l'observation que ceux qu'il nous a été donné d'obtenir ; non seulement il n'a pas vu les centrosphères telles que nous les avons décrites, mais il ne figure même pas les disques chromatiques sur lesquels s'appuient les extrémités du fuseau ; celui-ci est également moins large qu'il ne le représente. Ceci, non par un esprit de critique malveillante qui est loin de notre pensée, mais seulement pour fournir un élément d'appréciation à chacun.

Les huit noyaux, revenus à l'état de repos, sont munis chacun d'une centrosphère bleue avec corpuscule central rouge ; mais ces formations n'ont plus la forme qu'elles affectaient aux mitoses précédentes : elles recouvrent le noyau d'une calotte plus épaisse en son milieu que sur les bords ; cette calotte s'étend et finit par entourer le

noyau d'une couche de cytoplasme homogène bleu (Pl. LIV, fig. 12).

Il y aurait peut-être lieu de modifier légèrement la description classique donnée par Harper du mode de formation des ascospores dans l'asque et du rôle des filaments de l'aster ; ici nous n'avons pas vu de filaments, mais seulement cette substance homogène, chromatique, qui enveloppe le noyau progressivement.

Après la formation de la membrane, les huit spores sont disposées en une série unique dans l'asque ; elles ont un contour elliptique, une membrane lisse, incolore et un noyau central.

Les paraphyses nouvelles se forment au fur et à mesure que le nombre des asques augmente ; ces dernières sont en relation, ainsi que l'a montré Harper, avec des sortes de réservoirs constitués par des cellules courtes, renflées en sphère et disposées en chapelet (1) ; elles ont été décrites en détail, et nous n'avons pas jugé utile d'y revenir.

De même, nous ne discuterons pas ici les conclusions générales développées par Harper ; comme elles reposent sur une base complètement fausse, elles sont absolument dépourvues de valeur.

La question de la réduction chromatique seule reste en suspens ; il sera difficile d'arriver à une conclusion tant qu'on ne sera pas parvenu à compter les chromosomes dans les mitoses du mycélium ou dans celles qui accompagnent la formation des diplogamètes. D'un autre côté, il faudrait bien arriver à s'entendre sur le nombre des chromosomes dans les mitoses de l'asque ; nous avons donné notre opinion : le nombre des chromosomes à partir de la seconde serait de quatre ; nos préparations

(1) Harper : *loc. cit.*, p. 370.

étaient fort nettes : nous ne voyons pas d'où viendrait une erreur de moitié dans la numération.

Il est permis de supposer que le noyau double de copulation renferme huit chromosomes et que la réduction chromatique se produisant à la première mitose donne le nombre quatre, qui se maintiendra ensuite dans tout le développement.

Genre *Ascophanus*.

Ce genre a été créé par Boudier pour de petites espèces stercoraires ou fimicoles, qui établissent une transition des Ascoboles aux Pézizes. Boudier le place dans les Ascobolées, quoiqu'il soit voisin, dit-il, des *Humaria* et des *Sarcosypha*, dont il ne se distingue souvent que par le disque toujours sensiblement papillé et par les spores sans guttules (1). Lindau a conservé ce genre dans ses *Ascobolaceæ* au voisinage des *Lasiobolus* et des *Rhyparobius* (2).

La description de l'appareil initial du périthèce que nous allons faire connaître dans l'*Ascophanus ochraceus* est de nature à modifier cette manière de voir ; le genre *Ascophanus* devra prendre place à côté des *Pyronema*.

Ascophanus ochraceus Boud.

La taille de cette espèce varie entre 1 à 1/2 mill. ; elle s'est développée abondamment dans nos cultures sous forme de sphérules jaunes transparentes au début, isolées ou agglomérées ; les périthèces sont donc isolés ou réunis en amas.

Boudier en a donné la diagnose suivante : « Minutus

(1) Boudier : *Mémoires sur les Ascobolées* (Ann. sc. nat., Bot., t. X, 1869, p. 241-242).
(2) *Die naturl. Pflanzenfamilien*, I Theil, p. 189.

1 à 1/2 mill. latus, pallide ochraceus ; disco minute papillato, thecis 8 sporis ad apicem subattenuatis ; paraphysibus curvatis, sporis ovatis.

« Receptaculum carnosum, glabrum, pallide ochraceum aut ochraceum ; disco convexo thecis punctato, plano. Paraphyses septatae, simplices, bi aut trifidae, ad apicem subincrassatae, hyalinae, saepius curvatae. Thecae amplae subfusiformes, elongatae, hyalinae, sporas 8 includentes. Sporae ovato-oblongae leves, hyalinae aut vix lutescentes.

« At stercus vaccinum vetustum, etiam ovinum ; rarior. Sparsus aut subcongestus (1). »

Le périthèce, dans cette espèce, se développe aux dépens de plusieurs ascogones, comme dans les *Pyronema* et les *Ascodesmis* ; à ce point de vue, il existe donc une différence considérable avec les Ascobolées, où on ne rencontre en général qu'un ascogone.

Les ascogones de l'*Ascophanus ochraceus* sont au nombre de huit à quinze pour chaque périthèce ; leur forme, avec des dimensions plus faibles, rappelle à s'y méprendre les ascogones du *Pyronema* : ce sont des sortes de renflements qui se prolongent en un long col recourbé ou même enroulé sur lui-même.

Bien qu'il soit assez difficile d'être affirmatif sur ce point, nous pensons que tous les ascogones d'un même périthèce sont portés par un même filament ; ce sont parfois des articles en contact immédiat qui se sont ainsi renflés en ampoules (Pl. LV, fig. 1-11).

Chaque ampoule se prolonge à son sommet en un col qui, au lieu de s'unir à un trophogone comme chez les *Pyronema*, se continue en un filament qui s'enroule sur lui-même ou se contourne de diverses manières ; on peut le suivre sur une grande longueur et constater qu'il se perd au milieu des autres filaments porteurs d'ascogones.

(1) Boudier : *loc. cit.*, p. 247.

Chaque ascogone montre une cloison à sa base : il s'en trouve une autre au sommet du col et d'autres cloisons se succèdent dans le filament qui continue sa croissance en diminuant ordinairement de diamètre.

Il n'existe dans cette espèce aucune trace de trophogone ni aucun organe qui puisse rappeler l'anthéridie. Cette disparition du trophogone est d'autant plus remarquable que, du côté de l'ascogone, la ressemblance avec les *Pyronema* est incontestable.

Les ascogones renferment un cytoplasma dense, homogène et légèrement chromatique dans lequel on aperçoit une dizaine de noyaux ou davantage ; ces noyaux se font remarquer par leur volume supérieur à celui des éléments nucléaires du thalle ; ils possèdent aussi un gros nucléole qui augmente encore de diamètre au moment de la formation des hyphes ascogènes (Pl. LV, fig. 8, 11).

Les ascogones jeunes ne montrent pas de vacuoles ; un peu plus tard, deux ou trois grandes vacuoles apparaissent qui vont bientôt n'en former qu'une au centre ; c'est à ce moment que bourgeonnent les hyphes ascogènes au nombre d'une demi-douzaine environ ; ce sont de gros filaments qui ne tardent pas à se ramifier et à l'intérieur desquels sont distribués les noyaux de l'ascogone. Au fur et à mesure que les hyphes se développent, le cytoplasme abandonne les ascogones qui se montrent bientôt comme autant de grosses vésicules vides et incolores (Pl. LVI, fig. 1-2).

Il nous a été impossible de voir le point de départ des filaments recouvrants ; dans les jeunes tubercules qui vont se transformer en périthèces, on distingue simplement, entourés par des tubes entrelacés, les ascogones vides de leur contenu pour la plupart, et quelques gros filaments courts dressés et contournés : ce sont les hyphes ascogènes qui fournissent les diplogamètes suivant le mode en crochet (Pl. LVI, fig. 3).

Sur ce tubercule, se dressent plus tard les paraphyses étroites et cloisonnées, un peu recourbées vers l'axe et au milieu desquelles poussent les asques (Pl. LVI, fig. 4). Ces asques fournissent huit spores, disposées d'abord en série unique et plus tard irrégulièrement mélangées. Elles ne possèdent qu'un noyau et elles sont entourées d'une membrane lisse et incolore (Pl. LVI, fig. 5, 6, 7).

Nous avons eu l'occasion de rencontrer une autre espèce qui se rapportait à l'*Ascophanus saccharinus* ou à l'*Ascophanus carneus ;* malheureusement, nous n'avons pas réussi à obtenir les premiers stades de son développement.

En résumé, l'appareil initial de l'*Ascophanus ochraceus* nous fournit des indications pleines d'intérêt ; nous assistons à la disparition complète du trophogone, alors que l'ascogone est encore semblable à celui des *Pyronema* et se comporte de la même manière. Voudrait-on soutenir que le col de l'ascogone, en se prolongeant plus loin que nous ne l'avons suivi, rencontre un trophogone, toute idée de fécondation devrait quand même être écartée, puisque ce col montre non plus une cloison, mais plusieurs. Il est bien certain d'ailleurs qu'aucun organe de ce genre n'est présent dans cette espèce.

Il sera intéressant de rechercher maintenant parmi les Pyronémacées et les Pézizées quels sont les genres qui possèdent à la fois ascogones et trophogones et quels sont ceux qui ont vu disparaître le dernier de ces organes et peut-être les deux.

ASCOBOLÉES.

On place dans ce groupe un certain nombre de genres et d'espèces qui pour la plupart se rencontrent sur les excréments ; ils se distinguent par leurs asques proéminents, souvent en petit nombre dans chaque périthèce, ces asques s'ouvrant transversalement au sommet par une

sorte de couvercle. Les périthèces, qui sont ordinairement de petite taille et de couleur variable, sont sphériques à l'origine, et ce n'est qu'à la maturité des spores que le réceptacle devient plan ou plan convexe ; les spores sont fréquemment colorées en violet ou en brun ; mais elles peuvent aussi être incolores.

On doit à M. Boudier un mémoire sur les Ascobolées qui est un modèle du genre ; ce travail nous a facilité grandement nos déterminations (1).

Nous ne pouvions pas songer à étudier l'origine du périthèce et son mode de formation dans tous les genres ; nous voulions même nous borner à l'examen de l'*Ascobolus furfuraceus*, type devenu classique depuis les belles recherches de Janczewski ; mais nous nous sommes trouvé entraîné à cultiver d'autres *Ascobolus*, ainsi que des espèces appartenant aux genres *Thelebolus*, *Rhyparobius*, *Saccobolus*.

Notre impression est qu'il reste beaucoup à faire dans cette voie ; les Ascobolées semblent présenter plusieurs types de structure et des différences sensibles dans l'appareil initial du périthèce.

Ainsi tandis que les *Thelebolus* et les *Rhyparobius* ont un mycélium constitué par des cellules à un seul noyau, les *Ascobolus* et les *Saccobolus* possèdent de nombreux noyaux dans leurs articles. D'un autre côté, si l'appareil initial du périthèce dans les *Saccobolus* ne s'éloigne pas trop de celui des *Ascobolus*, il n'en est pas de même en ce qui concerne les *Ascophanus* que nous avons dû rapprocher des *Pyronema*. Il est certain que lorsqu'on connaitra mieux tous ces caractères dont l'importance était ignorée jusqu'ici, il sera vraiment possible de suivre la filiation même des genres et des espèces.

(1) Boudier : *Mémoire sur les Ascobolées* (Ann. Sc. nat., Bot., t. X, 1869, p. 191).

Genre *Thelebolus*.

Ce genre a été créé par Tode (1) ; l'espèce qui semble la mieux connue est le *Th. stercoreus* ; sa position en systématique est des plus controversées ; tandis que beaucoup d'auteurs en font une Ascobolée, Lindau, suivant en cela l'opinion de Brefeld, serait disposé à la placer dans les *Hemiasci* (2).

Thelebolus stercoreus Tode.

Cette espèce se rencontre sur les excréments des chevreuils, des léporinées et des chiens, où elle se trouve fréquemment mélangée à des espèces du genre *Rhyparobius*.

Brefeld considère que si ce Champignon a été longtemps conservé parmi les Ascomycètes, c'est parce qu'on s'était mépris sur la nature du sac sporifère, que l'on prenait pour un asque alors qu'il représente un véritable sporange (3). Dans ces conditions, le genre Thelebolus doit faire partie des *Hemiasci* au même titre que les *Protomyces* et les *Ascoidea* ; il s'en distingue toutefois en ce que le sporange se trouve enfermé dans une sorte de capsule qui jusqu'ici avait été prise pour un périthèce ; c'est ainsi que Zukal aurait classé à tort ce champignon parmi les Ascomycètes (4).

Brefeld a pu obtenir des cultures pures de ce Champignon en semant des spores dans une décoction de crottin ; les spores, qui sont très petites, augmentent d'abord de volume, puis elles émettent des filaments mycéliens cloi-

(1) Tode : *Fungi Meckl.*, I, p. 41.
(2) Lindau : *Die naturl. Pflanzenf.*, *loc. cit.*, p. 188.
(3) Brefeld : Unters. IX Heft. *Die Hemiasci und die Ascomyceten*, p. 113.
(4) Zukal : *Denkschriften der K. Akad. d. W.*, Wien, 1885.

sonnés et ramifiés ; au bout de huit jours, les fructifications apparaissent sans qu'à aucun moment il y ait eu formation de conidies.

Le début du fruit montre sur un filament du thalle un rameau qui se pelotonne sur lui-même ; d'autres rameaux voisins viennent également s'enrouler autour de lui en un feutrage dense qui forme bientôt une sorte de petit tubercule ; tous ces rameaux proviennent du même filament; au centre du tubercule apparait une petite vésicule qui atteint promptement un grand développement : c'est le sporange.

Ce sporange est entouré par un nombre d'assises plus ou moins grand ; celles qui se trouvent directement au contact se désorganisent.

La membrane même du sporange est épaisse et réfringente ; elle offre à l'avant une papille pour la sortie des spores ; celles-ci sont très nombreuses ; elles ont environ une longueur de 6 μ sur une largeur de 3 μ.

Brefeld admet que les assises qui recouvrent le sporange sont comparables à l'enveloppe qui entoure la zygospore des *Mortierella* ; lorsque plusieurs sporanges se trouvent dans un même tubercule, c'est qu'il y a eu coalescence entre les assises de plusieurs sporanges voisins. Jamais le filament initial unique ne donnerait naissance à plusieurs sporanges.

Nous avons rencontré une espèce qui a tous les caractères du *Thelebolus stercoreus* PL. XC, fig. 1 ; après l'avoir cultivée en milieu solide et étudiée, nous sommes arrivé à des conclusions très différentes de celles de Brefeld sur la signification de son appareil fructifère; disons dès maintenant que cette espèce appartient sans contredit aux Ascomycètes.

Le mycélium est constitué par des filaments de diamètre variable ; les uns, assez gros, sont dirigés en ligne droite et cloisonnés en articles à un seul noyau ; quelques

articles renferment cependant deux noyaux ; ce sont ceux qui vont donner naissance à un rameau ; parmi ces rameaux les uns sont encore assez gros, alors que les autres deviennent d'une grande ténuité et s'entre-croisent en tous sens d'une façon très irrégulière ; çà et là, on observe des anastomoses (Pl. LVII, fig. 1).

Le caractère le plus important de ce mycélium est la structure uninucléée des cellules ; ces cellules renferment des vacuoles en plus ou moins grand nombre ; le noyau occupe fréquemment une position centrale ; il possède la structure vésiculeuse ordinaire avec nucléole.

Les pelotons vus par Brefeld ne sont autre chose que de jeunes périthèces ; le premier rameau qui s'enroule est un ascogone ; les autres sont des filaments recouvrants. Sur cette interprétation, le moindre doute ne saurait subsister ; le *Thelebolus stercoreus* est un Ascomycète qui possède un appareil initial du périthèce.

Pour déterminer la structure de celui-ci et les relations exactes de ses diverses parties, les difficultés sont très grandes. Voici ce que nous avons remarqué :

Le premier rameau, qui se recourbe plus ou moins, a un diamètre supérieur à celui des autres filaments ; son cytoplasme est plus dense et il est aussi plus chromatique ; avant tout cloisonnement, il nous a paru renfermer déjà trois ou quatre noyaux (Pl. LVII, fig. 2).

De très bonne heure, il se trouve entouré par un ou deux filaments recouvrants très minces qui s'enroulent autour de lui, donnant ainsi la première assise du périthèce. (Pl. LVII, fig. 3, 4, 18).

L'ascogone à ce moment est cloisonné : les trois ou quatre articles qui proviennent de ce cloisonnement s'arrondissent, augmentent de volume ; les uns ont deux noyaux, les autres n'en possèdent qu'un (Pl. LVII, fig. 5-15).

L'apparence n'est pas sans une certaine analogie avec ce que nous avons rencontré chez les Erysiphées ; aussi

avons-nous essayé de trouver l'équivalent d'un trophogone, mais sans aucun succès.

Les assises de la paroi augmentent en nombre ; mais l'épaisseur définitive est très variable ; pendant ce temps, une ou deux cellules se développent en asques. Ce sont les cellules binucléées de l'ascogone qui jouent directement ici le rôle de diplogamètes ; nous avons d'ailleurs suivi la fusion des deux noyaux et l'accroissement considérable de volume de l'asque qui suit la fécondation.

En résumé, nous constatons que l'ascogone fournit ici *directement* le ou les diplogamètes, comme dans le *Sphaerotheca* ; ceci explique que les périthèces ne renferment qu'un nombre limité d'asques, ordinairement deux, parfois trois ou quatre ; ce nombre correspond lui-même à celui des articles binucléés de l'ascogone ; mais il est variable avec chaque périthèce.

Il est bon de remarquer que l'un des asques est souvent en grande avance sur l'autre (Pl. LVIII, fig. 1-2), et qu'à côté d'un asque mûr on en trouve parfois un ou deux autres qui sont encore très petits ; nous ne serions même pas surpris que ces derniers soient destinés le plus souvent à un avortement ; ceci nous explique comment Brefeld a pu décrire les périthèces du *Thelebolus* comme des appareils renfermant un seul sporange.

Ainsi que Brefeld l'a d'ailleurs constaté, les assises les plus internes du périthèce se désorganisent, assurant ainsi la nutrition des asques et des spores ; la paroi au moment de la déhiscence ne montre plus assez fréquemment que deux ou trois assises de cellules.

Nous avons vu une ou deux fois des traces de paraphyses, mais beaucoup de périthèce en sont dépourvus.

Le nombre des spores formées dans chaque asque est considérable ; la division du noyau de fécondation doit se faire assez rapidement, car l'asque déjà très gros ne renferme encore qu'un seul noyau ; nous avons aperçu les

stades 2, 4, 8 ; à partir de ce moment, le cytoplasme devient si dense qu'il nous a été impossible de distinguer les éléments nucléaires.

Si les divisions du noyau se font par bipartitions simultanées, comme la chose est probable, on peut dire qu'il se produit environ huit bipartitions successives du noyau de fécondation et, comme chaque spore renferme un noyau, nous aurions ainsi dans chaque asque 256 spores ; avec une bipartition de moins, on aurait 128 spores ; avec une bipartition de plus, 512.

Les spores ont un contour elliptique ; leurs dimensions correspondent assez bien à celles qui ont été indiquées par Brefeld, 6 μ comme longueur sur 3 μ en largeur.

Les asques à maturité ont la forme d'un œuf plus ou moins renflé ; les spores sortent en masse par l'extrémité supérieure, là où Brefeld a remarqué un amincissement de la membrane.

L'épiplasme est peu abondant ; il existe cependant ; avec de bonnes colorations, *on arrive même à distinguer entre les spores des granules métachromatiques qui s'y trouvent en assez grand nombre* (Pl. LVIII, fig. 3-5).

Le périthèce s'ouvre par une sorte de déchirure qui m'a paru produite par l'augmentation de volume de l'asque ou des asques ; elle se fait soit au sommet, soit plus ou moins sur le côté (Pl. LVIII, fig. 5). En aucun cas, on ne trouve d'ostiole proprement dit comme chez les Pyrénomycètes.

En résumé, le *Thelebolus stercoreus* est un Ascomycète véritable ; sa fructification l'éloigne complètement des *Hemiasci*, qui ne possèdent ni ascogones, ni périthèces, ni diplogamètes, toutes choses qui se rencontrent dans le *Thelebolus*.

Ces pages étaient écrites depuis longtemps quand nous

avons pu prendre connaissance du travail de G. Ramlow sur cette même espèce (1).

Nos résultats, obtenus d'une façon tout à fait indépendante, concordent sur plusieurs points ; ainsi l'auteur a vu la structure uninucléée du thalle, le développement de l'ascogone sans fécondation ; la formation d'une cellule à deux noyaux sur cet ascogone ; le phénomène de karyogamie et le développement de l'asque ; mais Ramlow admet que chaque ascogone ne fournit qu'un seul asque. Le genre *Thelebolus* serait aux *Rhyparobius* ce que le genre *Sphærotheca* est aux *Erysibe* (2).

Sur ce dernier point, nos conclusions se rapprochent plutôt de celles de Schröter (3) et de Rehm (4) ; ce dernier, en particulier, nous semble être dans le vrai quand il écrit : « Unzweifelhaft ist Thelebolus in unmittelbarste Nahe von *Rhyparobius* zu bringen als einfachste, nur einen Schlauch enthaltende Gattung : ausserst selten sollen sich auch zwei oder drei Schlauche beisammen finden (4). »

Nous pensons que si les auteurs n'ont décrit qu'un seul asque dans le *Thelebolus*, cela tient à ce que le second asque et le troisième, quand il existe, sont encore ordinairement très petits à la maturité du premier : tout à fait exceptionnellement, le nombre des asques peut être plus élevé et, en ce cas, il s'agit en général de plusieurs ascogones concrescents par leurs filaments recouvrants.

En résumé, selon nous, l'ascogone du *Thelebolus stercoreus* fournit ordinairement plusieurs diplogamètes ; un des asques prend le dessus et son développement cache

(1) G. Ramlow : *Zur Entw. von* Thelebolus stercoreus (Bot. Zeit., 1906).

(2) G. Ramlow : *loc. cit.*, p. 97.

(3) Schröter : *Kryptogamenflora von Schlesien*, III, Breslau, 1893.

(4) Rehm : *Rabenh. Kryptogamenflora von Deutschl., Osterreich und der Schweiz*, I, 3, 2, Aufl , Leipzig, 1896.

celui des autres qui restent atrophiés ou ne se développent que plus tard.

Reste à savoir s'il existe réellement des espèces ne donnant jamais qu'un asque dans leur périthèce et se comportant alors comme le *Sphærotheca* chez les Erysiphées.

Brefeld, nous l'avons vu, croyait que chaque appareil de fructification ne devait renfermer qu'un sporange ; chaque fois qu'il rencontrait plusieurs sacs sporifères inclus dans une même enveloppe, il attribuait le phénomène à une coalescence de plusieurs appareils.

On rencontre bien, en effet, soit dans les *Thelebolus*, soit dans le genre très voisin *Rhyparobius*, des périthèces coalescents, qui sont dus au voisinage très rapproché de plusieurs ascogones, au nombre de deux ordinairement (Pl. LVIII, fig. 1). Mais il faut bien se garder de tomber dans l'erreur de Brefeld ; les périthèces ordinaires, ayant comme origine un seul ascogone, donnent normalement de deux à quatre sacs sporifères.

Si nous consultons le mémoire de Boudier sur les Ascobolées, nous voyons qu'il existe un *Rhyparobius myriosporus* Boud. qui se rapproche du *Thelebolus stercoreus* ; les paraphyses y sont rarissimes ; les spores nombreuses, les asques renflés et réduits à 3 ou 4.

La seule distinction sensible consiste dans la couleur des périthèces qui sont rose rouge dans le *R. myriosporus*, alors que dans le *Thelebolus stercoreus* ces mêmes périthèces ont une couleur jaune et brunâtre.

Évidemment, nous ne possédons en ce moment aucun caractère distinctif des deux genres *Thelebolus* et *Rhyparobius*. Celui qu'on pourrait invoquer peut-être est d'une application bien difficile.

On sait que chez les Erysiphées, le *Sphærotheca Castagnei* forme son unique diplogamète directement sur l'ascogone, alors que les *Erysiphe* produisent leurs diplogamètes sur des *ramifications de l'ascogone.*

Or, nous venons de voir que dans le *Thelebolus stercoreus* c'est par segmentation directe de l'ascogone que se trouvent formés le ou les diplogamètes ; le cas se rapproche donc de celui du *Sphærotheca*. D'autre part, nous avons cru constater que dans les *Rhyparobius* l'ascogone donnait naissance à des hyphes ascogènes. Nous ne pouvons pas affirmer malheureusement que ces caractères soient constants.

Cette analogie que présente le *Thelebolus* avec les Erysiphées est remarquable ; la structure uninucléée des cellules du thalle, la forme des périthèces et leur mode de formation, l'absence d'ostiole et de déhiscence régulière, la présence d'assises transitoires sont des indications assez nettes d'une parenté rapprochée ; elle ne va pas cependant, à notre avis, jusqu'à contrebalancer les affinités que présente le genre *Thelebolus* avec les Ascobolées.

Genre *Rhyparobius* Boud.

Le genre *Rhyparobius* a été créé par Boudier pour de petites espèces qui se distinguent par la grosseur des asques, le grand nombre des spores et la rareté des paraphyses (1).

Nous avons eu l'occasion de rencontrer une espèce que nous avons identifiée avec le R. *brunneus* Boud. ; nous avons ensuite suivi le développement en cultures.

Rhyparobius brunneus Boud.

Cette espèce s'est développée sur des excréments divers servant à d'autres cultures : ses périthèces à maturité ont la forme d'une coupe à bords plus ou moins réguliers ; leur couleur est d'un jaune plus ou moins foncé (Fig.12, T).

(1) Boudier : *loc. cit.*, p. 237.

Les filaments du thalle ont la même organisation que ceux du *Thelebolus stercoreus* : chaque article ne possède qu'un noyau (Pl. LIX, fig. 8).

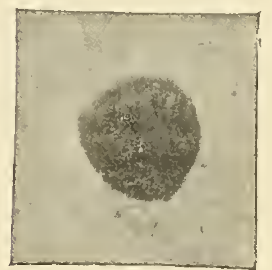
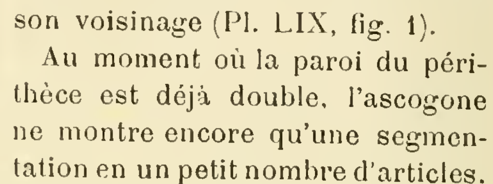


Fig. 12. — Rhyparobius brunneus. — Périthèce.

L'ascogone est un rameau court, plus ou moins contourné, qui se trouve de très bonne heure entouré par les spires d'un ou deux filaments recouvrants formés dans son voisinage (Pl. LIX, fig. 1).



Au moment où la paroi du périthèce est déjà double, l'ascogone ne montre encore qu'une segmentation en un petit nombre d'articles. Le peloton qui constitue ce début du périthèce est tellement serré que les détails de l'ascogone sont presque impossibles à saisir : on ne sait même pas toujours, dans les cas de deux périthèces coalescents, s'il s'agit de deux ascogones réunis dans une même enveloppe ou de deux articles du même ascogone séparés par la pression des filaments recouvrants (Pl. LIX, fig. 2).

Le nombre des assises du périthèce augmente ; mais de très bonne heure, les assises internes entrent en dégénérescence, et seules les deux assises externes persistent (Pl. LIX, fig. 3-7).

Dans cette espèce, les articles de l'ascogone donnent naissance à des hyphes ascogènes qui forment les diplogamètes à peu près au moment où les assises transitoires commencent à se désorganiser ; ces diplogamètes, dont on reconnait facilement l'existence, *résultent presque certainement du mode en crochet :* cependant nous n'avons pas vérifié le fait sur cette espèce (Pl. LIX, fig. 7).

Le nombre des asques est de dix à douze ; on rencontre quelques paraphyses intercalées ; elles sont cylindriques, à peine renflées au sommet, ainsi que l'a reconnu Boudier. Les asques sont claviformes et renferment

32 spores à contour ovale un peu amincies aux extrémités ; la membrane est épaisse et incolore ; longueur, 5-6 μ sur une largeur de 3-4 μ.

Les bords du périthèce ne sont formés que par deux assises de cellules : le nombre des assises est un peu plus grand à la base, là où a lieu la formation des diplogamètes sur les hyphes ascogènes.

De la base de ce périthèce partent des filaments ramifiés et anastomosés qui s'étendent dans le milieu nutritif.

L'épiplasme incolore renferme entre les spores des granules métachromatiques, comme chez le *Thelebolus stercoreus*.

Les spores restent quelque temps réunies en amas après leur sortie, par une substance gélatineuse incolore qui se dissout peu à peu.

On remarque dans cette espèce que beaucoup de périthèces possèdent des asques qui sont sensiblement au même état de développement.

2° *Rhyparobius Cookei* Boud.

Le principal caractère qui distingue cette espèce de la précédente est le nombre des spores, qui est de 64 au lieu de 32 ; sa forme est aussi plus massive. Elle possède des paraphyses ; les membranes des assises externes de la paroi sont assez épaisses.

Le jeune périthèce se développe, comme dans l'espèce précédente, sur un mycélium dont les articles ne possèdent qu'un seul noyau.

Les périthèces mûrs renferment un nombre variable d'asques (Pl. LIX, fig. 11) ils sont renflés, plus ou moins atténués à la base. Leur développement entraîne parfois une irrégularité dans le contour du tubercule, si bien qu'on pourrait supposer avoir affaire à des périthèces

concrescents. Il n'en est rien, et on peut dire que ces déformations du périthèce, dues au volume considérable des asques et à leur développement successif, ont un caractère assez général chez les *Thelebolus* et chez plusieurs espèces de *Rhyparobius* ; à côté de ces déformations, on trouve aussi de nombreux cas de périthèces coalescents.

Dans cette espèce, la longueur des spores est de 7 à 8 μ 5 de longueur sur 5 μ de largeur ; les asques eux-mêmes atteignent jusqu'à 70 μ de longueur.

Il existe entre les spores de nombreux grains métachromatiques. Nous avons encore rencontré diverses formes de *Rhyparobius* mélangées les unes avec les autres : nous avons dû renoncer, faute de temps, à les isoler et à les cultiver.

Genre *Ascobolus*.

Ce genre renferme un grand nombre d'espèces qui, pour la plupart, se rencontrent sur les excréments : la mieux connue est l'*Ascobolus furfuraceus*, si bien étudiée autrefois par Janczewski (1) ; le diagramme que ce savant a donné du développement du périthèce est reproduit dans tous les traités classiques ; les résultats que ce diagramme schématisait ainsi étaient d'une grande exactitude.

Mais de nouvelles recherches étaient nécessaires pour établir la structure histologique des diverses parties de cet appareil initial du périthèce : la question de fécondation se posant à nouveau, il fallait l'aborder avec les méthodes perfectionnées employées aujourd'hui en histologie ; il était utile également de résoudre la question délicate des cultures en milieu nutritif afin d'obtenir les tout premiers développements du périthèce.

(1) Janczewski : *loc. cit.*

Harper a fait en ce sens (1) un essai timide qui ne lui a pas réussi, ainsi que nous l'avons montré déjà dans une note préliminaire.

Les méthodes qui nous ont permis de cultiver avec succès plusieurs espèces d'*Ascobolus* sont celles qui réussissent pour les espèces stercoraires : le milieu nutritif était constitué par de l'agar-agar mélangé à une proportion variable de crottin de cheval, de bouse de vache ou d'autres excréments ; la difficulte n'existe que lorsqu'il s'agit de réunir les stades successifs par lesquels passe le périthèce, depuis son origine sur le mycélium jusqu'à sa maturité.

1° *Ascobolus furfuraceus* Pers.

Cette espèce est excessivement abondante sur les bouses de vache, qu'elle recouvre souvent par milliers : elle se développe aussi sur le crottin de cheval et d'autres animaux ; elle est très polymorphe comme dimension et comme coloration : aussi distingue-t-on de nombreuses variétés.

Le thalle est constitué par de gros filaments ramifiés et cloisonnés : les articles renferment un plus ou moins grand nombre de noyaux, souvent une dizaine, parfois davantage : les anastomoses sont fréquentes entre les rameaux, principalement au voisinage des périthèces.

Les cloisons entre articles sont munies d'un pore central : les noyaux ont la structure ordinaire.

Nous avons employé concurremment dans cette étude l'observation directe et le procédé des coupes en série.

L'ascogone est un gros rameau qui se développe sur un filament du thalle (Pl. LX, fig. 1) ; il n'a d'abord

(1) Harper : *Ueber das Verhalten der Kerne bei d. Entw. einiger Ascomyceten* (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXIX, 1896, p. 670-673).

qu'un seul article avec de nombreux noyaux. Ce rameau s'allonge en se cloisonnant au fur et à mesure et augmente son diamètre ; en même temps, il se recourbe en un arc dont la concavité est tournée du côté du filament porteur (Pl. LX, fig. 2) ; son extrémité peut continuer sa croissance et s'enroule en un tour complet (Pl. LXI, fig. 1-3).

Pendant que l'ascogone se développe ainsi, on voit apparaître, *sur le même filament*, un ou deux rameaux cylindriques qui, nés dans le voisinage de l'ascogone, viennent s'appuyer sur lui, en se ramifiant (Pl. LX, fig. 2, 4 ; Pl. LXI, fig. 1). Ce sont de simples filaments recouvrants analogues à ceux qui donnent naissance, chez les autres Ascomycètes, à la paroi du périthèce et qui jouent ici le même rôle

La distinction en trophogone n'existe pas chez les *Ascobolus* : il ne s'établit aucune communication directe entre ces filaments recouvrants et l'ascogone.

L'ascogone comprend un nombre variable d'articles, de huit à douze en général ; le cytoplasme qui s'y trouve est dense, homogène et plus ou moins chromatique : ces articles, selon leur dimension, renferment de huit à vingt noyaux ; ces noyaux se voient très nettement dans les coupes en série ; ils ont la structure ordinaire, mais ils sont plus gros que dans le thalle et leur nucléole est riche en chromatine ; les cloisons qui séparent chaque article sont perforées en leur centre, comme chez beaucoup d'autres Ascomycètes.

Les filaments recouvrants dans lesquels le cytoplasma reste clair et achromatique n'ont qu'un petit nombre de noyaux dans leurs articles ; la ramification se fait rapidement, et bientôt l'ascogone se trouve entouré de deux, trois et quatre assises de pseudo-parenchyme à grandes cellules (Pl. LX, fig. 4-7).

La ramification ayant lieu irrégulièrement, l'épaisseur

de la paroi qui entoure l'ascogone n'est pas la même en tous les points.

A cet état, les jeunes périthèces ont l'apparence de petits tubercules dont l'organisation interne ne se laisse plus reconnaître qu'au moyen de sections ; quelques filaments analogues aux fulcres des Erysiphées se détachent de la surface et s'étendent radialement plus ou moins loin ; ce sont des rhizoïdes (Pl. LX, fig. 6).

Nous pouvons déjà formuler quelques conclusions intéressantes eu égard aux données anciennes fournies par Janczewski. En se reportant au résumé fait par de Bary et à la figure schématique qui l'accompagne, on constate une différence importante dans les descriptions. Ainsi, dans le schéma en question, on représente un ascogone sur lequel viendraient s'appliquer des rameaux venant du mycélium ; ces branches se sont elles-mêmes ramifiées et leurs ramuscules entourent étroitement l'extrémité de l'ascogone. Ce contact est suivi immédiatement de la formation d'un grand nombre d'autres branches qui viennent du mycélium adjacent, et le tout en s'entre-croisant entoure l'archicarpe d'une enveloppe, à l'intérieur de laquelle les filaments anthéridiens cessent d'être discernables.

Ainsi, il existerait chez l'*Ascobolus* des branches anthéridiennes comparables jusqu'à un certain point, dans la pensée des auteurs, aux anthéridies des *Eurotium* et des *Erysiphe*.

Nos observations ne permettent pas d'accepter cette manière de voir : *les prétendues branches anthéridiennes ne sont que de simples filaments recouvrants*; elles *naissent au nombre de deux généralement sur le même filament qui porte l'ascogone et dans son voisinage immédiat ; elles entourent la surface de l'ascogone sans qu'il y ait une localisation du contact vers l'extrémité.* Ces filaments recouvrants n'entrent jamais en communication directe avec l'ascogone.

La question d'une fécondation ne se pose même pas ; elle aurait été écartée tout aussi nettement, avec la disposition signalée par Janczewski, si au moment où ce savant exposait ses recherches, on avait pu connaître les véritables caractères de la fécondation, c'est-à-dire la nécessité de fusions nucléaires. On remarque en effet que les branches considérées comme anthéridiennes ne s'appliquent même pas sur l'article de l'ascogone qui seul fournira les hyphes ascogènes.

La structure de l'ascogone que nous venons d'exposer permet de considérer, d'autre part, comme absolument inexacte la description donnée de cet organe par Harper ; celui-ci considère l'ascogone comme étant formé par des articles à un seul noyau : « die Kerne besitzen bedeutende Grosse » (1). Nous ignorons la cause d'une erreur de ce genre, car il est extrêmement facile de voir les nombreux noyaux ordinaires qui se trouvent dans l'ascogone soit avant, soit après la segmentation.

Cette constatation faite, il nous reste à suivre les modifications et les changements qui se produisent dans l'ascogone.

L'un de ces articles, celui qui occupe le sommet de l'arc, donne naissance à des hyphes ascogènes ; ces hyphes, au nombre d'une demi-douzaine ou davantage, bourgeonnent à la surface de l'article et, selon les cas, du côté convexe ou du côté concave (Pl. LX, fig. 5).

Depuis quelque temps déjà, les autres articles de l'ascogone montraient des modifications dans leur contenu ; le cytoplasme était devenu moins abondant ; sa quantité avait diminué de plus en plus ; l'eau envahit finalement les cellules et rejette sur le côté le reste du cytoplasme ; quelques articles sont complètement vides au moment où bourgeonnent les hyphes ascogènes.

(1) Harper : *loc. cit.*, p 670.

Il s'agit, en somme, d'une désorganisation du contenu des articles stériles au profit de l'article privilégié. Le passage dans celui-ci des substances provenant de la dégénérescence est grandement facilité par l'existence du pore qui occupe le milieu de chaque cloison.

On pourrait même penser que, grâce à cette perforation, le cytoplasme et les noyaux des articles stériles émigrent dans l'article médian. Il n'est guère douteux que les cytoplasmes de deux articles voisins communiquent directement par le pore ; le passage d'un noyau de l'un à l'autre est déjà plus problématique. *Mais ce qui est certain, c'est qu'il n'existe pas de véritable migration nucléaire : la formation des hyphes ascogènes, en dehors de l'apport nutritif qui lui arrive des cellules stériles, n'emprunte que les noyaux de l'article privilégié.*

Les hyphes ascogenes, au nombre d'une demi-douzaine environ, se dressent verticalement et, arrivées à un certain niveau, se recourbent presque à angle droit dans un même plan qui sera celui de l'hyménium ; chacune d'elles reçoit quatre ou cinq gros noyaux nucléolés ; le cytoplasme est lui-même dense et presque homogène.

Avant d'aller plus loin, nous devons discuter une des observations d'Harper au sujet de la formation des hyphes ascogènes (1). Cet auteur ne s'est pas rendu compte que le pore qui se trouve au milieu de chacune des cloisons de l'ascogone est de la même nature que ceux qui se rencontrent d'une manière si générale chez les Ascomycètes ; il s'agit d'un exemple de communications intercellulaires qui est d'autant plus net que les articles sont plus gros. Nous en avons décrit autrefois un très bon exemple dans l'appareil conidien du *Bactridium flavum* (2) ; nous avons même établi qu'au moins en certains cas, le cytoplasme

(1) Harper : *loc. cit.*, p. 676.

(2) P.-A. Dangeard : *Structure et communications protoplasmiques dans le Bactridium flavum* (Le Botaniste, 7e série, p. 33).

peut traverser ces perforations (*Loc. cit.* Pl. II, fig. 11); mais ce n'est là qu'une exception ; le passage d'un noyau d'un article dans l'autre, en admettant que la chose se produise, serait encore plus exceptionnel.

L'ascogone de l'*Ascobolus*, comme disposition et grandeur des articles, rappelle tout à fait cet appareil conidien du *Bactridium ;* mais, pas plus que pour ce dernier, nous ne saurions admettre une migration en masse des noyaux d'un article dans l'autre.

C'est cependant à une conclusion de ce genre qu'est arrivé Harper : selon lui, le cytoplasme et les noyaux qui sont contenus à l'intérieur des différents articles de l'ascogone émigrent dans la cellule privilégiée pour contribuer directement à la formation des hyphes ascogènes (1).

Ce qui pourrait contribuer à accréditer une opinion de ce genre, c'est que les articles stériles sont parfois plus ou moins dépourvus de cytoplasme et de noyaux, au moment où les hyphes ascogènes vont se développer (Pl. LXII, fig. 1-3).

Mais en y regardant de plus près, on s'aperçoit que ces cellules stériles perdent leur protoplasma sur place et que les noyaux eux-mêmes disparaissent par dégénérescence ; nous avons rencontré maintes fois, au cours de ce travail, des ascogones avec cellules stériles, en particulier chez les Gymnoascées et les Erysiphées ; la disparition du protoplasma et des noyaux s'y fait de la même façon.

Parfois on trouve des jeunes périthèces dans lesquels la formation des hyphes ascogènes est virtuellement terminée ; cependant, même à ce stade avancé, on peut constater fréquemment que la plupart des articles de l'ascogone renferment encore du protoplasme et de nombreux noyaux (Pl. LXII, fig. 2, 3).

On peut donc affirmer qu'il n'existe pas une migration

(1) Harper : *loc. cit.*, p. 672.

en masse des éléments nucléaires de l'ascogone vers les hyphes ascogènes. Nous sommes même persuadé que ceux-ci n'empruntent que le contenu de la cellule privilégiée.

Il s'agit, en somme, d'une structure normale des articles analogue à celle qui se rencontre dans les diverses parties du thalle ; les communications protoplasmiques qui existent d'une cellule à l'autre n'ont jamais eu pour rôle de favoriser un transport des noyaux d'un point du thalle en un autre ; les cellules anciennes se vident de leur contenu au profit des cellules terminales ou de celles qui sont en voie de croissance : la chose se produit par le moyen des phénomènes d'osmose ; ce sont ces mêmes phénomènes qui entrent en jeu pour produire les modifications de structure que nous venons de rencontrer dans l'ascogone.

Le tubercule qui renferme l'ascogone est le siège de modifications importantes au moment de la formation des hyphes ascogènes : il se produit, au voisinage de l'article fertile, une prolifération de filaments qui croissent suivant l'axe du futur périthèce en s'entre-croisant : ces filaments ne proviennent pas de l'ascogone, mais des tissus qui l'entourent.

Le tubercule, qui était d'abord globuleux, prend peu à peu la forme d'un œuf : il est encore complètement clos ; le nombre des assises de la paroi est de six à sept : le revêtement extérieur est constitué par une couche ou deux d'éléments arrondis, peu adhérents, incolores, qui disparaîtront par la suite ; au-dessous se trouvent, formant couvercle, deux assises d'éléments plus serrés, aplatis, qui se continuant sur toute la surface persistent parfois jusqu'à la formation des spores : dans ce cas, le périthèce reste clos au moyen de cette paroi dont les éléments, d'abord remplis de cytoplasme, se colorent en jaune brun (Pl. LXV, fig. 1) ; mais le plus souvent, la rupture se fait

de bonne heure au sommet et les bords s'étalent en coupe, laissant à nu la couche des paraphyses.

Les deux assises durables de la paroi dont nous venons de parler sont tapissées intérieurement par deux ou trois autres assises qui correspondent aux assises transitoires que nous avons rencontrées chez les Périsporiacées : elles se désagrègent et disparaissent au profit du gamétophore.

Nous avons observé que les paraphyses se forment non seulement au fond du périthèce, là où naîtront les asques, mais encore sur les bords et plus ou moins haut, de telle sorte qu'elles semblent rayonner dans la cavité du tubercule ; cela rappelle l'apparition des poils centripètes à l'intérieur des périthèces d'*Erysiphe* (Pl. LXIII, fig. 2).

Quand la rupture se fait de bonne heure à la partie supérieure du périthèce, les bords s'éloignent et la couche à paraphyses devient plus ou moins concave : cette couche est entièrement constituée avant la formation des asques ; c'est à sa base qu'apparaîtront les diplogamètes.

Toute la partie qui s'étend entre l'ascogone et le niveau où les hyphes ascogènes se recourbent pour former le plancher hyménial montre également des différences très grandes, suivant les échantillons et les cultures.

Cette partie a une origine double : nous avons vu que tout autour de l'ascogone, de gros filaments naissent aux dépens du tubercule primaire ; ils sont souvent déjà très développés au moment où l'article fertile bourgeonne les hyphes ascogènes ; les gros filaments, en s'entre-croisant, en se ramifiant, forment vers la base, au-dessus de l'ascogone, un pseudo-parenchyme dont l'épaisseur est très variable ; en se prolongeant vers le haut, ils constituent l'assise de paraphyses. Les hyphes ascogènes poussent entre les gros filaments et, arrivées à la base des paraphyses, elles se ramifient horizontalement en un feutrage qui donnera les diplogamètes.

Il arrive assez fréquemment que la formation des gros filaments qui vont former la couche sous-hyméniale et les paraphyses, ne se produit qu'au voisinage des deux segments de l'ascogone qui sont contigus à l'article fertile ; d'un autre côté, le pseudo-parenchyme qui constitue la paroi et enveloppe ces filaments, laisse en dehors la plus grande partie du tubercule primaire, qui se détruit par la suite.

On se trouve donc en présence de plusieurs cas. 1° L'ascogone, avec le tubercule primaire, se trouve compris dans l'hypothécium, et alors on retrouve cet appareil initial jusque dans le périthèce mûr. 2° Une partie plus ou moins grande de l'ascogone est conservée tout à fait à la base du périthèce : elle est alors difficile à retrouver au moment de la maturité. 3° L'ascogone a été laissé en dehors de la prolifération secondaire qui fournit le périthèce : il disparaît alors de très bonne heure avec la plus grande partie du tubercule primaire (Pl. LXII, fig. 4).

L'hypothécium a une épaisseur très variable : sa structure a été étudiée par E. de Janczewski, par Durand (1) et tout récemment par Lagarde. Voici comment ce dernier auteur rend compte de ses observations : « La trame montre sur les coupes une agglomération d'éléments de forme et de dimensions très variables. Le subhyménium est une zone très étroite de fragments cellulaires de petit diamètre, sections de filaments assez réguliers et de faibles dimensions enchevêtrés en tous sens. La trame est composée d'éléments dont le diamètre varie de 6 à 90 μ. Ce sont des cellules parfois sphériques, souvent déformées et polyédriques par compression, entremêlées de portions filamenteuses entrelacées en tous sens. L'ensemble est un amas irrégulier de formes cellulaires chevauchant les

(1) Durand : *The classification of the Fleshy Pezizineae...* (Bull. of the Torr. bot. Club. XXVII).

unes sur les autres et dont il est difficile de suivre les contours. D'une façon générale, les petits éléments dominent au voisinage de l'hyménium, ceux de grand diamètre se trouvent plutôt vers la surface externe. Ici, le tissu devient plus régulier et les cellules des dernières assises se différencient par la coloration jaunâtre de leur paroi faiblement épaissie, formant ainsi un revêtement indistinct au voisinage de la trame, avec laquelle il se confond à la limite. A la surface, on trouve des amas de cellules sphériques, toujours de plus petit diamètre que les éléments sous-jacents ; plus fréquents au voisinage de la marge, ils forment les granulations superficielles verruciformes. Enfin, dans les parties en contact avec le support, certains éléments se prolongent en filaments étroits, cylindriques, cloisonnés, qui fixent le carpophore au substratum (1).

Cette description est exacte dans son ensemble ; mais elle ne tient pas compte de l'origine différente des filaments ; elle n'indique pas davantage leur structure.

Nous connaissons déjà cette origine ; examinons maintenant la question de structure. Lorsque l'hypothécium est bien développé, on distingue dans la trame un pseudoparenchyme dont les éléments sont de grandeur variable et de forme sphérique, polyédrique ou cylindrique ; le cytoplasme est achromatique, peu abondant ; ces cellules incolores possèdent des noyaux très petits. Au travers de ce tissu incolore, se trouvent d'autres éléments à contenu dense presque homogène, fortement chromatique, renfermant de nombreux noyaux : l'ensemble rappelle un système laticifère ; les tubes se croisent et se ramifient ; en approchant de l'hyménium, les tubes se continuent par des cellules vésiculeuses de même aspect et de même struc-

(1) Lagarde : *Contribution à la connaissance des Discomycètes charnus.* Thèse, 1906, p. 100.

ture ; dans tous ces articles, les noyaux sont nombreux et très apparents.

Or, lorsqu'on cherche à suivre les paraphyses dans la couche sous-hyméniale, on constate qu'elles naissent comme des branches aux dépens de filaments plus gros, noduleux, à protoplasma dense, chromatique, renfermant de nombreux noyaux : ces filaments noduleux se relient eux-mêmes à de grosses cellules dans lesquelles le protoplasma présente les mêmes caractères (Pl. LXV, fig. 2-6).

En résumé, nous pensons qu'il existe une relation directe entre le système de tubes que nous avons comparés à des laticifères et la naissance continuelle de paraphyses aux dépens des cellules noduleuses de la couche sous-hyméniale.

Les paraphyses ont la forme de longs poils cylindriques cloisonnés à diamètre étroit, à cytoplasme incolore ; ils montrent çà et là des noyaux dont le diamètre est égal à celui du filament.

Les diplogamètes naissent à la base de ces paraphyses, aux dépens des hyphes ascogènes ; ces dernières se reconnaissent dans l'hyménium à leurs noyaux, qui sont plus gros que ceux du tissu stérile ; la structure de ces noyaux est également plus nette. Tandis que dans les filaments qui se ramifient en paraphyses, le cytoplasme est homogène, d'aspect laiteux, celui des hyphes ascogènes est réticulé.

Ces hyphes ascogènes fournissent un grand nombre de petits rameaux qui se recourbent en crochet ; chacun de ces rameaux contient au début deux noyaux ; plusieurs rameaux peuvent se trouver côte à côte sur le même article. La bipartition des deux noyaux est suivie de la formation d'un article médian binucléé qui représente un diplogamète.

Les asques se forment donc dans les Ascoboles suivant

le procédé en crochet, comme dans les Pézizées et les Pyronémacées.

Étant dans l'impossibilité d'étudier la karyokinèse dans toutes les espèces observées, nous avons dû nous borner à quelques types : l'*Ascobolus furfuraceus* est un de ceux-là.

Quelques auteurs, comme Maire Guillermond et Harper, ont traité ce sujet à fond : je ne pense pas cependant que la question soit sur le point d'être résolue définitivement.

Nous indiquerons simplement ce que nous avons vu et dans quelles conditions nous l'avons vu : si nos résultats diffèrent de ceux qui ont été déjà fournis, nous n'avons pour l'instant aucune explication de ces divergences ; nous avons déjà fait une remarque analogue à propos du *Pyronema confluens*.

Le noyau double de fécondation montre à la prophase le stade spirème au moment où le nucléole est en voie de disparition ; il augmente de volume et son contour est alors celui d'une ellipse, dirigée suivant le grand axe de l'asque. Au contact de la membrane et à chaque pôle se trouve une sorte de petit disque chromatique duquel partent quelques stries qui rayonnent dans le cytoplasme environnant ; d'autres stries s'étendent d'un pôle à l'autre dans la cavité nucléaire et constituent en se resserrant le fuseau achromatique ; l'intervalle entre ce fuseau et la membrane est incolore ; on y trouve plus ou moins longtemps les dernières traces du nucléole (Pl. LXIV, fig. 1-3).

A cette *première division*, l'unique stade de la plaque équatoriale que nous ayons observé, montrait à l'équateur un nombre de granulations chromatiques, représentant les chromosomes que nous avons évalués approximativement à *huit* ou *dix*. A l'anaphase de cette même division, les granules étaient réunis et il était impossible de les compter (Pl. LXIV, fig. 4).

Les deux noyaux provenant de cette première division

reprennent le stade de repos avec nucléole et réseau chromatique (Pl. LXIV, fig. 5) : ils sont placés l'un au-dessus de l'autre.

A la *seconde division*, nos observations ont porté sur plusieurs asques différents ; ordinairement l'axe de division correspond encore à l'axe même de l'asque : toutefois, il se produit quelquefois des déviations plus ou moins grandes dans cette orientation. Au stade de la plaque équatoriale, le fuseau ne montrait plus que quatre granules très nets (Pl. LXIV, fig. 6). On a pu objecter que, dans nos préparations, les chromosomes étaient sans doute plus ou moins agglomérés et qu'alors nous en avions compté quatre seulement au lieu de huit. Or voici ce que nous avons constaté ; dans les mitoses provenant d'échantillons colorés à l'hématoxyline, les chromosomes étaient assez indistincts et la numération pouvait prêter à une confusion. Au contraire, avec la triple coloration de Flemming, notre impression est que les chromosomes ne peuvent pas se présenter plus distinctement et que, si on en compte quatre, c'est qu'il en existe quatre. Une seule fois, dans un asque, tandis que le noyau du haut présentait cette structure normale, celui du bas produisait l'impression d'un nombre plus élevé (Pl. LXIV, fig. 7) ; nous avons pensé que les chromosomes avaient commencé à se dédoubler. L'anaphase de cette seconde division ne nous a rien présenté de particulier ; les noyaux passent au stade de repos et se trouvent disposés les uns au-dessus des autres (Pl. LXIV, fig. 9).

A la troisième bipartition, les fuseaux sont orientés perpendiculairement au grand axe de l'asque ; le contour du noyau n'est plus aussi grand que précédemment et le fuseau est aussi réduit. Cependant la netteté du stade de la plaque équatoriale ne laisse rien à désirer : nous avons compté là encore quatre granulations distinctes, c'est-à-dire quatre chromosomes. Nous pensons

être d'autant pluscertain de la chose,qu'à cause de l'orientation même des fuseaux, on en voit quelques-uns en section optique, avec les quatre chromosomes disposés sur le même plan (Pl. LXIV, fig. 10).

Nous regrettons de n'avoir pas vu plusieurs cas se rapportant à la première mitose du noyau double de fécondation, afin de savoir si les huit granulations que nous y avons aperçues proviennent par quatre de chacun des deux noyaux sexuels et si la réduction chromatique se produisant à cette première mitose consiste uniquement dans la séparation des deux groupes, sans un dédoublement préalable.

Les huit noyaux provenant de la troisième bipartition, du fait de l'orientation des fuseaux, se trouvent d'abord superposés en deux séries longitudinales de quatre ; ils reprennent leur structure ordinaire (Pl. LXIV, fig. 11, 12).

La formation des spores va commencer ; nous n'avons pas suivi le détail de l'apparition de la membrane dans ses rapports présumés avec le centrosome : cette membrane, d'abord très mince, ne tarde pas à devenir *très épaisse*, incolore et d'aspect gélatineux ; le cytoplasme des spores est à ce moment très dense ; les spores, disposées au début sur deux rangs, tendent à se superposer en une file unique. Un peu plus tard, la couche d'aspect gélatineux se cutinise et se colore en violet dans sa partie externe ; la spore montre alors les stries longitudinales caractéristiques de l'espèce (Pl. LXIV, fig. 14-16).

Accidentellement, l'asque peut ne renfermer que sept spores : nous avons constaté, dans un cas semblable, que l'une des spores possédait deux noyaux (Pl. LXIII, fig. 3).

2° *Ascobolus glaber* Pers.

Nous avons rencontré dans nos cultures une espèce que nous avons identifiée avec doute avec l'*Ascobolus glaber*, dont elle possède cependant les principaux carac-

tères : petite taille, aspect translucide, position des périthèces superficiels ou à demi inclus ; elle forme ses périthèces en sept à huit jours de culture.

L'appareil initial du périthèce a des caractères extrêmement remarquables ; l'ascogone termine l'extrémité d'une branche du thalle d'un diamètre inférieur ou égal à celui du filament porteur. Cette branche a une longueur plus ou moins grande et elle s'enroule à son extrémité en plusieurs tours de spire, au lieu de se recourber en arc. Le nombre des articles contenus dans le peloton ainsi constitué est souvent considérable ; on en compte de vingt à trente ; il est d'ailleurs impossible de dire exactement où, sur la branche qui doit porter le périthèce, finissent les articles purement végétatifs et commencent les articles mêmes de l'ascogone ; la distinction n'existe pas (Pl. LXVI, fig. 1-3).

Très fréquemment dans nos cultures, il se produisait un avortement des pelotons ; l'ascogone était complètement incolore et ses articles ne montraient plus aucune trace de protoplasma. Nous supposons, sans en être certain, que, dans ce cas, le courant nutritif s'était détourné au profit des périthèces voisins.

Dans les exemples normalement constitués, les articles du peloton renferment un cytoplasme dense, chromatique ; chacun d'eux contient de six à huit noyaux ; le pore central est nettement visible dans chaque cloison transversale.

De la base du peloton se détachent les rameaux recouvrants, probablement au nombre d'un ou deux, comme dans l'*Ascobolus furfuraceus* ; l'ascogone se trouve très vite entouré de deux assises de cellules. On n'aperçoit bientôt plus dans cet organe que quelques articles remplis de cytoplasme ; les autres ont perdu leur contenu et sont devenus incolores ; il devient même difficile de les distinguer des filaments recouvrants.

Les hyphes ascogènes bourgeonnent aux dépens de l'un des articles à contenu chromatique ; une observation

unique malheureusement nous portait à penser qu'un second article pouvait également prendre part à cette formation ; nous avons dû certainement commettre là une erreur d'interprétation.

Quoi qu'il en soit, le tubercule grossit en restant tout d'abord sphérique; à sa base se développe, aux dépens de l'assise corticale, un chevelu de rhizoïdes, à longs articles renfermant de six à quinze noyaux ordinairement. Les anastomoses sont fréquentes entre ces divers rhizoïdes ; le contenu des articles est finement granuleux (Pl. LXVI, fig. 5-7).

On distingue maintenant dans le périthèce une enveloppe formée de deux ou trois assises de grandes cellules colorées en jaune brun ; du côté des rhizoïdes, c'est-à-dire vers la base du périthèce, on aperçoit les vestiges de l'ascogone ; au-dessus se trouve un hypothécium à cellules entrelacées plus ou moins chromatiques dans leur contenu et supportant la couche des asques et des paraphyses ; celle-ci présente un aspect différent selon le degré d'avancement dans la formation des asques.

Il se produit alors une sorte d'allongement du périthèce qui, de sphérique qu'il était, devient de forme ovale ; à ce phénomène correspond la production au-dessus des paraphyses de lacunes plus ou moins grandes qui préparent la sortie des asques au travers de la membrane externe.

Les thèques sont très saillantes et peu nombreuses (Pl. LXVI, fig. 4).

La couleur jaune-brun des périthèces semblerait mieux convenir à l'*Ascobolus Leveillei* Boud. qu'à l'*Ascobolus glaber*; mais comme la première est signalée comme rare, alors que la seconde est des plus communes, nous pensons qu'il s'agit bien ici en réalité de l'une des variétés de l'*Ascobolus glaber* (1).

(1) Boudier : *loc. cit.*, p. 224.

Le caractère le plus intéressant dans l'espèce que nous étudions ici sous le nom d'*Ascobolus glaber* consiste *dans la disposition en peloton de l'ascogone et la transition ménagée qui existe entre les articles de cet ascogone et ceux du thalle.*

3° *Ascobolus mirabilis* Dang.

En créant cette espèce, nous ne saurions nullement prétendre qu'elle est nouvelle; n'ayant pas réussi à conduire les périthèces jusqu'à la formation des asques et des spores, il nous a été impossible de la rapporter à l'une des espèces déjà décrites.

Comme l'ascogone se présente dans cette espèce avec des dimensions inusitées, comme, d'autre part, sa structure est facile à établir, il y avait intérêt à pouvoir désigner cette forme autrement qu'avec un point d'interrogation. On en sera quitte plus tard, lorsqu'on connaîtra suffisamment le reste du développement, à la réunir, s'il y a lieu, à l'une des variétés déjà connues.

Le thalle formait une sorte de toile d'araignée sur des cultures d'agar qui nous avaient servi précédemment pour obtenir le *Pyronema confluens* ; c'est dire que ces cultures avaient été imprégnées avec de la poussière de charbon venant des charbonnières de la forêt.

Notre première idée a été qu'il s'agissait de l'*Ascobolus viridis*, qui se plaît beaucoup dans ce dernier habitat, ainsi que le constate Boudier (1); mais rien n'est venu confirmer cette impression.

Dans ce thalle, les filaments sont gros, beaucoup plus massifs que dans l'*Ascobolus furfuraceus*, par exemple.

Nous avons pu observer quelques ascogones; ils terminent l'extrémité d'une branche; cette branche reste droite ou elle se recourbe légèrement en arc (Pl. LXVII-LXX).

(1) Boudier : *loc. cit.*, p. 225.

Les articles sont très nombreux, une vingtaine parfois ; ceux du milieu seulement sont très fortement renflés; les autres ont un diamètre moindre. Tandis que les articles qui occupent l'extrémité de l'ascogone se vident de leur cytoplasme et sont en général incolores, ceux qui se trouvent à la base prennent les caractères des autres cellules du thalle (Pl. LVII, fig. 1).

Les filaments recouvrants ne se ramifieront activement qu'autour des six ou sept articles médians, de sorte que la paroi du périthèce laissera déborder de chaque côté les extrémités inutilisées de l'ascogone.

Ces articles médians renferment de nombreux noyaux, une cinquantaine ou davantage; ces noyaux sont disséminés dans un cytoplasme très dense et finement granuleux.

La naissance des rameaux recouvrants se fait sur la branche même qui porte l'ascogone ; il y en a deux généralement ; ils partent de la base même de l'ascogone ; ce sont des filaments cylindriques à longs articles plurinucléés. Ils rampent à la surface de l'ascogone et se ramifient autour des articles médians (Pl. LXVII-LXVIII). Nous croyons pouvoir affirmer qu'aucune communication ne s'établit entre eux et ces articles médians.

Dans l'un des exemples que nous avons examinés, le rameau le plus éloigné s'était porté à l'extrémité de l'ascogone où il s'était ramifié autour des articles incolores ; le second rameau seul s'enroulait dans la partie médiane, là où se forme le tubercule (Pl. LXVII, fig. 1-2).

Il nous est impossible d'indiquer exactement comment les filaments recouvrants se disposent et s'entrelacent pour donner les diverses assises de la paroi du périthèce, car le petit nombre de nos échantillons n'a pas permis de faire des coupes en série dans les jeunes tubercules.

Nous avons cependant réussi à observer plusieurs fois le bourgeonnement des hyphes ascogènes sur l'article privilégié.

Le protoplasma de cet article passe dans les bourgeons avec les noyaux qu'il renferme ; on voit la vacuole ou les vacuoles augmenter de volume au fur et à mesure du passage dans les bourgeons. Ceux-ci méritent une mention spéciale; leur nombre est très élevé, ils apparaissent sur toute la surface du tonnelet. De plus, ils se cloisonnent tout de suite en deux, trois ou quatre articles (Pl. LXIX, fig. 1-2).

Les articles voisins du tonnelet ont quelquefois perdu une plus ou moins grande partie de leur cytoplasme; mais souvent aussi ils en sont encore remplis.

On ne saurait donc à ce sujet rien dire de général. Dans le cas d'une disparition plus ou moins complète, il est assez naturel de penser qu'elle a eu lieu par l'intermédiaire du pore qui occupe le milieu de chaque cloison ; nous croyons cependant qu'il n'en est rien et que le seul phénomène en jeu est celui qui, dans les filaments ou les tissus, enlève aux cellules anciennes leur contenu au profit des points de végétation ou des cellules nouvelles.

Les périthèces obtenus dans nos cultures n'ont pas fourni d'asques : quelques-uns étaient restés complètement sphériques, d'autres avaient pris une forme ovale. De la surface partaient des rhizoïdes présentant çà et là des anastomoses : on retrouvait facilement, débordant de chaque côté, les restes de l'ascogone (Pl. LXX, fig. 1-2).

Sur de tels périthèces, une simple pression suffisait parfois pour isoler l'article fertile avec ses bourgeons ; ceux-ci étaient entourés de paraphyses minces, cylindriques, cloisonnées, provenant de l'intérieur du tubercule.

Aucun de ces périthèces n'a formé d'asques ; nous ignorons si le fait est dû à un arrêt dans le développement du gamétophore ; mais il est probable que ce sont les conditions de la culture qui n'ont pas permis aux périthèces d'arriver à maturité.

L'étude de ces deux dernières espèces confirme les résultats que nous avons obtenus avec l'*Ascobolus furfuraceus* ; le périthèce n'emprunte ses diverses parties qu'à un seul rameau du mycélium; il n'existe pas de branches anthéridiennes ; l'ascogone a dès le début une structure plurinucléée ; les filaments recouvrants sont généralement au nombre de deux. *L'absence de toute fécondation à l'intérieur de l'appareil initial des Ascoboles est absolument prouvée.*

Nous allons maintenant étudier un second type appartenant à ce même groupe des Ascobolées.

Genre *Saccobolus.*

Ce genre a été créé par Boudier pour un certain nombre d'espèces voisines des Ascoboles, mais qui en diffèrent cependant par leurs thèques courtes et larges, moins proéminentes et ne paraissant à maturité que sous la forme de points noirs arrondis et saillants, par leurs spores réunies en un paquet et par leurs paraphyses plus courtes (1).

L'étude de l'appareil initial du périthèce confirme cette distinction : c'est ce qui ressort du moins de nos cultures et de nos observations sur l'une des espèces les plus communes.

Saccobolus violascens Boud.

Nous avons cultivé cette espèce dans les mêmes conditions que les autres Ascobolées, c'est-à-dire avec un milieu à l'agar-agar rendu nutritif au moyen d'excréments appropriés.

Le thalle n'offre rien de bien particulier, sauf qu'il est

(1) Boudier : *loc. cit.*, p. 229.

plus irrégulièrement ramifié que celui des *Ascobolus* (Pl. LXXI, fig. 1) ; ses articles sont plurinucléés.

Les ascogones apparaissent en très grand nombre dans les cultures ; ils sont même parfois très voisins les uns des autres ; ce sont des branches du thalle qui s'enroulent à leur extrémité en plusieurs tours de spire ; cette disposition de l'ascogone rappelle beaucoup celle que nous avons vue dans les Aspergillacées. La ressemblance est d'autant plus grande que les filaments recouvrants, au nombre de deux, trois ou quatre, partent de la base de cette spire, à diverses hauteurs, pour aller s'appliquer à la surface des tours de l'ascogone (Pl. LXXI, fig. 2).

Cet ascogone est beaucoup plus gros ordinairement que les autres filaments du thalle : il ne se cloisonne pas, comme chez les *Ascobolus*, en un grand nombre d'articles : on n'y trouve en général que deux, trois ou quatre cloisons qui limitent des articles très longs ; l'article supérieur terminal s'amincit parfois en se recourbant en crosse. Ces articles renferment plusieurs noyaux ; leur nombre varie avec la longueur de l'article : le cytoplasme qui se trouve dans ces cellules est d'abord dense, homogène, chromatique, mais il ne tarde pas à se raréfier par places.

Au moment où les filaments recouvrants se ramifient à la surface et à l'intérieur des tours de spire, l'ascogone montre de rapides changements : d'une part, les articles stériles se vident de leur contenu, comme dans les *Ascobolus* ; d'autre part, l'article médian bourgeonne des hyphes ascogènes et il devient lui-même incolore.

On a ainsi des pelotons plus ou moins gros montrant vers le centre de grandes cellules incolores dont la disposition spiralée est encore apparente ; ce sont les articles vides de l'ascogone. Tout autour se trouve un enchevêtrement de filaments dont les uns proviennent des fila-

ments recouvrants, alors que les autres sont des hyphes ascogènes : celles-ci donnent les asques suivant le mode en crochet (Pl. LXXII, fig. 1-6).

Les paraphyses naissent comme dans les *Ascobolus* d'un système de filaments enchevêtrés dans la couche à diplogamètes ; ces filaments se ramifient et donnent des branches cylindriques, cloisonnées, qui se dressent perpendiculairement à la surface ; elles sont peu nombreuses et assez difficiles à bien voir.

Avec les doubles colorations au picro-carmin et à l'hématoxyline de Weigert, nous avons réussi à obtenir des périthèces dans lesquels le système à paraphyses se colorait en rouge, alors que le cytoplasme des hyphes ascogènes, des diplogamètes, des asques et des spores avait une couleur violette (Pl. LXXII, fig. 5-6).

Les asques proéminent de bonne heure à la surface du périthèce : ils sont atténués à la base et cylindriques ou renflés dans la partie qui renferme les spores : leur longueur au-dessus du périthèce est d'environ 40 à 50 μ.

La formation de ces spores n'offre rien de bien particulier ; elles sont au début en forme de navette ; une couche épaisse, gélatineuse et incolore, entoure le cytoplasme, celui-ci est dense, homogène et renferme au centre un noyau sphérique avec nucléole, nucléoplasme réticulé ou granulaire et membrane nucléaire (Pl. LXXII, fig. 9-15).

Un peu plus tard, la spore se renfle en son milieu ; elle semble alors moins acuminée ; enfin la partie externe de la membrane gélatineuse se cutinise et se colore en violacé ; sur les échantillons fixés et colorés au carmin et à l'hématoxyline, la coloration est jaunâtre ; les deux extrémités de chaque spore se terminent brusquement ; la longueur des spores ne se modifie guère à partir du début : elle est de 12-14 μ sur 5-6 μ de largeur.

Ces spores sont réunies en un paquet par une subs-

tance mucilagineuse ; après leur sortie, elles restent encore longtemps agrégées en deux séries juxtaposées.

Cette espèce forme ses périthèces en très grand nombre ; ils sont souvent plus ou moins concrescents, ce qui s'explique facilement étant donné que les branches à ascogones sont souvent placées au voisinage sur un même filament porteur.

Les noyaux se multiplient beaucoup dans les hyphes ascogènes, contrairement à ce qui a lieu pour plusieurs *Ascobolus*, car certains périthèces donnent un nombre assez considérable de diplogamètes et d'asques ; il est vrai que, par contre, quelques-uns en ont relativement peu.

Nous n'avons jamais rencontré dans aucune espèce d'Ascomycète une aussi grande irrégularité dans la manière d'être des filaments recouvrants ; il n'existe souvent qu'un peloton irrégulier sans véritable paroi ; sur ce peloton proéminent les premières thèques peu nombreuses ; on ne voit pas encore le système des paraphyses ; des hyphes passent d'un peloton à l'autre, reliant les divers périthèces entre eux ; la dimension de ces périthèces est elle-même des plus variables.

PYRÉNOMYCÈTES

Les Pyrénomycètes, autant que nous avons pu en juger par les genres que nous avons étudiés, sont pour la plupart des Curvascées : le développement de l'asque s'y fait suivant le mode en crochet. Toutefois, on rencontre à la base de ce groupe des espèces qui, à cet égard, semblent se comporter autrement ; d'ailleurs ces mêmes espèces montrent d'autres différences avec le type normal. Ainsi, chez les *Thelebolus*, par exemple, les périthèces s'ouvrent largement par une déchirure, sans présenter un ostiole au sommet.

La structure du thalle varie également dans de larges

limites ; ainsi chez les *Thelebolus*, les *Rhyparobius*, les *Chætomium*, les cellules ne contiennent en général qu'un noyau, alors que chez les *Sordaria* nous en trouvons souvent plus d'une vingtaine.

Nous allons constater de même que si l'ascogone est encore le plus souvent reconnaissable, il n'en est pas de même du trophogone, qui n'existe pas ou se confond avec les filaments recouvrants. Il nous a été impossible de trouver chez les Pyrénomycètes un seul trophogone bien caractérisé, alors que les Périsporiacées et les Discomycètes nous en ont fourni de nombreux exemples.

Chez toutes les espèces que nous avons cultivées nous avons pu retrouver un ascogone, au début du périthèce ; mais il est fréquemment mal caractérisé et il n'offre plus avec le sporange ancestral qu'une analogie lointaine et qui pourrait être contestée facilement si nous n'avions par ailleurs tous les intermédiaires.

Une autre anomalie qui est assez fréquente dans ce groupe, c'est la variation du nombre des spores dans l'asque : on trouve selon les genres et les espèces, à partir du nombre huit, qui est le plus fréquent, tantôt seize, trente-deux, soixante-quatre et même cent vingt-huit spores.

Lorsque le nombre des spores est ainsi très élevé dans chaque asque, ces asques sont d'ordinaire peu nombreux ; de plus, les couches internes du périthèce se désorganisent, jouent le rôle d'assises transitoires assurant la nutrition des spores.

Le développement du périthèce suit le schéma ordinaire des Périsporiacées : ce sont quelques filaments recouvrants qui en se ramifiant fournissent la paroi ; les asques proviennent des hyphes ascogènes fournies par l'ascogone.

La polarité s'accuse souvent assez tard ; le jeune péri-

thèce a la forme d'un tubercule sphérique à l'intérieur duquel rien ne vient indiquer quelle sera la base et quel sera le sommet de l'organe. Cependant, que les périthèces soient superficiels ou inclus dans le milieu nutritif, c'est toujours perpendiculairement à ce milieu des cultures que se dressent les asques.

Nous aurions voulu avoir le temps d'étudier cette polarité des périthèces dans ses causes intimes et ses rapports avec les divers tropismes : cette étude ne serait probablement pas sans intérêt.

Il est toutefois assez remarquable qu'en l'état actuel de nos connaissances, l'existence de cette polarité corresponde, au moins dans ses grandes lignes, avec le mode de formation en crochet des asques.

Sans doute, cette polarité n'est pas liée à ce mode de formation par une relation nécessaire de cause à effet, car, dans un *Ascobolus* par exemple, la polarité s'accuse dès la formation des hyphes ascogènes sur l'article médian du scolécite ; mais la concordance mérite toutefois d'être signalée.

Nos successeurs, qui connaîtront mieux que nous les diverses manières d'être du gamétophore, pourront tirer parti de ces caractères pour la classification ; nous devons nous borner à entrevoir toute une série de recherches intéressantes à faire dans une direction encore insoupçonnée il y a peu d'années.

Genre *Chætomium*.

Le genre *Chætomium* comprend un certain nombre d'espèces caractérisées par un mycélium superficiel portant les périthèces.

L'origine du périthèce est mal connue dans ce genre : Oltmanns a décrit chez le *Ch. Kunzeanum* un ascogone recourbé rappelant celui des Erysiphées et des Asper-

gillées (1) ; Zopf, dans la belle monographie qu'il a consacrée à ce genre, n'avait pas reconnu la présence d'ascogones au début du périthèce (2).

Van Tieghem, de son côté, admet que le périthèce des *Chætomium* prend naissance, selon les espèces, de façons très variables : tantôt, c'est une branche qui se ramifie en enchevêtrant des rameaux tous semblables, tantôt il existe un ascogone (3).

Aucune des espèces n'a été étudiée histologiquement.

Dans le cours de nos recherches, nous avons eu l'occasion de cultiver et d'étudier plusieurs *Chætomium* ; ils se développent très bien sur milieu nutritif; malheureusement la détermination offre de sérieuses difficultés. Nous avons dû nous borner à décrire une espèce ; nous pensons cependant, d'après ce que nous avons vu, que les autres formes ne doivent pas se comporter autrement que celle-ci.

Chætomium spirale Zopf.

Cette espèce se montre sur le crottin de cheval ; nous l'avons isolée et ensuite cultivée sur agar-agar nutritif.

Winter a résumé ses caractères dans la diagnose suivante :

« Perithecien eiformig oder ellipsoidisch, 240-420 μ hoch, 220-360 μ dick, mit ziemlich spärlichen Rhizoiden, auf der ganze Oberfläche mit pfriemlichen, olivenbraunen, mit Kalk-Oxalat inkrustirten, an der Spitze helleren Borsten bekleidet. Haare des terminalen Schopfes cylindrish, entfernt septirt, verdickt, braun, 6 μ ca. dick, glatt oder

(1) Oltmanns : *Ueber die Entw d. Perithecien in der Gattung Chætomium* (Bot. Zeit., 1887).

(2) Zopf : *Monographie du genre* Chætomium (Nova Acta, Bd. 42, n° 3, 1881).

(3) Van Tieghem : *Traité de Botanique*, 2e édition, p. 1151.

schwach inkrustirt, zu einer langen, viele (bis 20 und mehr) gleichmassige Windungen zeigenden, 36-44 μ in Durchmesser haltenden Spirale eingerollt. Asci keulenformig kurz gestielt, ca. 18 μ dick, 34-43 μ lang (pars spor.). Sporen zu 8, von vorn breit spindelformig, von der Seite gesehen schmäler spindelig, an der Polen kaum gespitzt, oliven braun. 12-15 μ lang, 8-8,5 μ breit » (1); notre espèce répondait bien à cette description ; grâce à nos cultures sur agar nutritif, nous avons pu observer les premiers développements du périthèce.

La structure du thalle est très différente de celle que nous trouverons chez les Sordariées : les articles, au lieu de renfermer un grand nombre de noyaux, n'en possédaient ordinairement qu'un seul ; quand par hasard nous rencontrions deux noyaux dans une cellule, c'est que cette cellule était en train de bourgeonner un rameau.

Le thalle des *Chætomium* est donc formé par des cellules à un seul noyau ; il se rapproche, à ce point de vue, de celui des *Rhyparobius* et des *Thelebolus*.

Il faudra encore beaucoup de temps avant que nous puissions savoir si ce caractère pourra être utilisé dans la classification des Pyrénomycètes.

Les filaments du mycélium qui rampent sur le milieu nutritif sont plus ou moins cylindriques ; les rameaux qui se dressent sur ces filaments ont une tendance à se renfler çà et là et leurs branches sont disposées assez irrégulièrement (Pl. LXXIII, fig. 1).

Au début du périthèce, une branche se développe sur un rameau et se recourbe en arc tout en se cloisonnant en un nombre variable de cellules ; ce sont les cellules terminales, ordinairement au nombre de deux, trois, quatre ou davantage, qui représentent l'ascogone ; elles sont à ce moment du développement uninucléées ; le

(1) Winter : *Rabenh. Krypt., Flora*, Bd. I, 2e partie, p. 154.

cytoplasme qui entoure chaque noyau, est dense et chromatique.

Les filaments recouvrants partent de la base de l'ascogone ; le même article donne deux ou trois de ces filaments recouvrants (Pl. LXXIII, fig. 6) ; parfois ces rameaux recouvrants partent du filament qui a fourni la branche recourbée en arc (Pl. LXXIII, fig. 5) ; enfin ces filaments recouvrants peuvent avoir une origine mixte (Pl. LXXIII, fig. 8).

Tandis que l'ascogone en s'allongeant se recourbe en peloton au centre du périthèce, les filaments recouvrants se ramifient et s'enchevêtrent pour donner la paroi ; d'assez bonne heure, les cellules extérieures de cette paroi se prolongent çà et là en poils (Pl. LXXIII, fig. 9, 10, 11, 12).

Il nous a paru que les articles de l'ascogone qui forment peloton, possèdent à ce moment plusieurs noyaux ; ce sont ces articles qui fournissent les hyphes ascogènes.

Nos observations se sont bornées là ; elles n'avaient pour but que d'établir l'existence chez les *Chætomium* d'un appareil initial du périthèce formé, comme chez les autres Ascomycètes, par un ascogone et des filaments recouvrants.

Quant au détail de la formation ultérieure du périthèce, nous l'étudierons chez les *Sordaria*, où elle ne présente pas les mêmes difficultés d'étude.

Dans les deux genres d'ailleurs, c'est aux dépens d'un tubercule sphérique de pseudo-parenchyme, contenant en son centre les spires de l'ascogone, que se différencie le périthèce.

La formation des conidies a toujours été assez peu abondante dans nos cultures ; ces conidies sont pyriformes ; leur longueur est de 5 μ environ ; elles ne renferment qu'un seul noyau ; on les trouve par groupes de deux, trois ou davantage.

Nos notes portent que la culture de cette espèce en milieu nutritif est facile : qu'elle montre une légère teinte olive et que le mycélium se développe en grande partie à l'intérieur de l'agar-agar avec un aspect toruleux caractéristique.

Nous avons cultivé également le *Chætomium Kunzeanum* Zopf ou une espèce voisine : elle s'était développée, après trois semaines environ, sur un milieu à l'agar, dans lequel nous avions incorporé de la poussière de charbon.

Le périthèce débute comme dans l'espèce précédente : on aperçoit très nettement à l'intérieur des jeunes tubercules les spires plus ou moins déroulées de l'ascogone : les assises qui entourent ces spires et qui forment la paroi sont constituées par des filaments recouvrants entrelacés et serrés en tissu compact ; l'assise externe se prolonge de très bonne heure en longs poils cloisonnés, d'un diamètre de 5 μ à la base ; le diamètre des tubercules à ce moment n'est encore que de 25 à 30 μ.

SORDARIÉES.

Les Sordariées comprennent un assez grand nombre de genres qui sont représentés par des espèces coprophiles pour la plupart ; on fait parfois la distinction entre celles qui développent leurs périthèces à l'intérieur du substratum et celles qui les produisent à la surface ; la méthode des cultures en milieu nutritif ne montre pas ce caractère comme ayant une constance suffisante ; nous trouvons chez une même espèce des périthèces qui sont superficiels et d'autres qui sont plus ou moins enfoncés dans l'agar-agar.

Nous avons obtenu dans nos cultures un grand nombre d'espèces appartenant aux genres *Sordaria*, *Podospora*, *Sporormia* ; il a fallu se borner à isoler quelques espèces

types afin d'établir les divers stades de leur développement.

L'appareil initial du périthèce n'offre chez les Sordariées aucune uniformité ; de plus, on constate qu'il n'existe plus de traces appréciables du trophogone qui se confond avec les filaments recouvrants. L'ascogone luimême ne rappelle que confusément les gamétanges dont il dérive ; si nous n'avions par ailleurs de nombreux intermédiaires, il serait évidemment impossible de soupçonner son origine et ses homologies. Ceci nous explique pourquoi les auteurs sont si peu d'accord au sujet de la présence ou de l'absence d'ascogone dans ce groupe.

D'après Gilkinet (1) on trouverait un ascogone dans le *Sordaria fimicola* ; le nombre des tours de spire est de deux ou trois ; une cloison se forme à la base et audessous se produit une branche latérale qui aurait la valeur d'un *pollinode* ; disons tout de suite qu'il s'agit simplement, pour ce dernier organe, d'un filament recouvrant.

Selon Zukal, il n'existe pas d'ascogone dans le *Sordaria Wiesneri* (2).

En présence du peu de renseignements que l'on possédait sur ce groupe des Sordariées, nous nous sommes efforcé d'être aussi complet que possible, afin de pouvoir formuler des conclusions durables.

Genre *Sordaria*.

Le genre *Sordaria* est ainsi caractérisé par Winter : « Pas de stroma. Périthèces inclus dans le substratum, arrivant souvent plus tard à proéminer au-dessus de la surface, ou bien périthèces superficiels dès le début : ces

(1) Gilkinet : *Recherches sur les Pyrénomycètes* (*Sordaria*), Bullet. Acad. Belge, 1874.

(2) Zukal : *Entw. Unt. aus dem Gebiete der Ascomycetem* Sordaria, Wiesneri (Sitz. d. Wiener Akad., Bd. 98, Abth. I, 1889).

périthèces sont membraneux et de couleur noire. Spores unicellulaires, brunes ou noirâtres, sans appendices, entourées avec une zone de gélatine (1). »

Il est extrêmement facile de se procurer une culture de *Sordaria* ; pour cela, lorsque le milieu nutritif à l'agar-agar, en se refroidissant, approche de la consistance visqueuse, il suffit d'y incorporer des excréments de diverse nature. Au bout d'un laps de temps qui varie de quatre à huit jours, on obtient une belle culture avec nombreux périthèces à tous les stades. S'il y a plusieurs espèces en présence, on les isole par les procédés connus.

Nous nous étions demandé si, dans les milieux nutritifs solides, la distinction des *Sordaria* et des *Hypocopra*, qui est faite uniquement d'après l'absence ou la présence de stroma, persisterait.

Or, cette distinction s'est maintenue très nette, et nous avons pu ainsi constater que l'*Hypocopra merdaria* couvre la surface de l'agar-agar d'un stroma très net et parfois assez épais, alors que le mycélium proprement dit pénètre profondément dans le milieu nutritif.

Parmi les *Sordaria*, nous avons isolé et cultivé séparément une dizaine de formes ; quand nous avons voulu les identifier avec les espèces actuellement connues, notre embarras a été très grand : le plus grand nombre des formes se rattachaient au *S. fimicola*, avec une tendance très marquée, dans quelques-unes, vers le *S. macrospora* ; une seule cependant a pu être assimilée à cette dernière espèce.

1° *Sordaria fimicola* Rob.

Le mycélium est constitué par des filaments ramifiés de diamètre très inégal : quelques-uns sont très gros ; d'autres ont une taille réduite (Pl. LXXIV, fig. 1, 2).

(1) Winter : *loc. cit.*, p. 165.

De même la longueur des articles varie beaucoup ainsi que le nombre des noyaux : les uns ne possèdent que trois ou quatre éléments nucléaires ; d'autres en renferment de quinze à trente. Le cytoplasme est finement granuleux, abondant ; on y trouve souvent de petites vacuoles. Les cloisons sont perforées en leur centre.

Il n'est pas rare de rencontrer des cordons plus ou moins gros formés de plusieurs filaments accolés et constituant des sortes de rhizomorphes (Pl. LXXVI, fig. 1).

Le mycélium rayonne à partir d'un centre : dans une culture de huit jours, on trouve les débuts de périthèce à la périphérie ; les stades plus avancés sont vers le centre ; ce mycélium est quelquefois superficiel, mais il pénètre souvent plus ou moins profondément dans le milieu nutritif.

Les ascogones sont constitués par l'extrémité d'un gros rameau qui s'enroule en un ou deux tours de spire. Il est facile de s'assurer que, avant tout cloisonnement, l'ascogone ressemble à tous les autres articles du thalle et renferme de nombreux noyaux ; il se cloisonne bientôt en trois ou quatre articles qui renferment également plusieurs noyaux (Pl. LXXV, fig. 2-5).

Les filaments recouvrants, qui sont au nombre de deux ou trois, partent de la *base même de l'ascogone, de la branche qui porte l'ascogone* ou même d'un rameau voisin appartenant à ce même filament (Pl. LXXV, fig. 4, 5, 6).

Nous pouvons affirmer qu'aucun échange de noyaux ne se produit entre l'ascogone et les filaments recouvrants ; il n'est même pas possible parmi ces derniers de distinguer un trophogone.

Quelquefois l'ascogone est un article intercalaire ; tout se passe comme s'il était terminal (Pl. LXXV, fig. 8).

Nous avons représenté diverses dispositions des ascogones (Pl. LXXIV, fig. 3-11).

Le développement des filaments recouvrants qui se

ramifient autour de l'ascogone, constitue une enveloppe dont le nombre des assises augmente rapidement ; les premières assises forment un pseudo-parenchyme sensiblement homogène (Pl. LXXV, fig. 4, 7 ; Pl. LXXVI fig. 3, 4) ; mais bientôt on arrive à distinguer dans le jeune tubercule trois couches (Pl. LXXV, fig. 9).

1° Au centre un tissu de pseudo-parenchyme à grandes cellules polyédriques ; au milieu de ces cellules, on retrouve les articles plurinucléés de l'ascogone qui ont augmenté en nombre et qui sont plus ou moins dissociés.

2° Une enveloppe formée par quatre assises de filaments environ : ces filaments sont enroulés les uns sur les autres et enchevêtrés ; c'est la *couche interne de la paroi*.

3° Enfin, en dehors, les filaments continuent à s'entrelacer et quelques articles se prolongent en rhizoïdes ; cette partie correspond à la *couche externe de la paroi*.

C'est à ce moment que la polarité se manifeste dans le périthèce ; il se prolonge en un col plus ou moins long et prend la forme d'un œuf.

Ce périthèce augmente de volume ; il se creuse, en son noyau, et du côté du col, d'une cavité ; quelques-unes des cellules qui limitent cette cavité se prolongent en poils incolores qui correspondent à des paraphyses ; les articles de l'ascogone de leur côté bourgeonnent des hyphes ascogènes qui circulent dans le tissu central de pseudo-parenchyme (Pl. LXXVI, fig. 5).

Ces hyphes ascogènes fournissent les asques suivant le mode en crochet (Pl. LXXVI, fig. 7) ; ces asques s'allongent entre les paraphyses.

Le col du périthèce est tapissé par des poils ou périphyses qui poussent en ordre centripète à la partie interne de la paroi ; les derniers articles de ces poils ne possèdent qu'un noyau. A ce moment, les paraphyses sont difficiles à reconnaître ; elles forment toutes ensemble un tissu

en dégénérescence au milieu duquel se dressent les asques.

Les deux ou trois assises de cellules qui constituent la couche externe du périthèce ont épaissi leur membrane ; cette membrane prend une couleur jaune qui passe ensuite au brun ; aussi les périthèces offrent-ils à maturité une couleur brunâtre plus ou moins foncée.

Sous cette enveloppe se trouve la seconde couche, formée par les filaments enroulés et entrelacés ; enfin le noyau central renfermant les hyphes ascogènes et supportant finalement les diplogamètes et les asques (Pl. LXXVI, fig. 6).

Un système de rhizoïdes qui se montre de bonne heure à la base du périthèce assure la nutrition ; celle-ci est facilitée par les nombreuses anastomoses qui s'établissent entre ces rhizoïdes (Pl. LXXVI, fig. 2).

Au moment où les asques mûrissent, il se produit une dégénérescence des cellules qui rappelle la désorganisation des assises transitoires chez les Cryptogames vasculaires : elle atteint non seulement les cellules du tissu central et les paraphyses, mais elle se fait sentir également sur la *couche interne* de la paroi ; les membranes des cellules les plus internes de cette couche se dissolvent progressivement et leur cytoplasme ainsi mis à nu se trouve digéré plus ou moins complètement.

Les spores naissent par huit dans les asques ; elles n'ont au moment de leur formation qu'un seul noyau ; ce noyau se divise bientôt, de telle sorte qu'avant même la maturité, chacune de ces spores possède deux noyaux placés de chaque côté au milieu de l'asque.

Ces spores ont une forme elliptique et une coloration brun noirâtre ; la membrane cutinisée est entourée d'une zone gélatineuse dont l'épaisseur est variable.

Dans les formes voisines du *Sordaria macrospora*, la

dimension des spores mûres est de 25-30 μ en longueur sur 13-15 μ en largeur ; l'asque, dans sa partie sporifère, a une longueur de 125 à 130 μ ; ces spores sont disposées en file unique, mais elles sont inclinées plus ou moins les unes sur les autres ; le sommet des asques montre nettement l'anneau chromatique qui borde le pore terminal.

Dans les formes types du *Sordaria fimicola*, les spores sont fréquemment disposées sur deux rangs et leurs dimensions descendent à 20 μ en longueur, sur une largeur de 12 μ.

Rien n'est plus variable que la position des périthèces ; ils sont complètement inclus dans le milieu nutritif ou placés au contraire à sa surface ; tous les intermédiaires se rencontrent souvent dans la même culture ; ces périthèces sont sphériques et munis d'un cou dont la longueur est plus ou moins grande, selon les individus ; ce cou est parfois revêtu extérieurement de petites papilles dans sa partie supérieure.

Au bout du quatrième ou cinquième jour de culture, on voit de gros troncs rayonner d'un centre ; leur diamètre est de 12 à 14 μ ; des branches s'en détachent qui vont se ramifiant de plus en plus pour se terminer en fibrilles de 1 μ de diamètre environ.

Un système de rhizoïdes apparaît de bonne heure à la surface des jeunes tubercules ; leur diamètre reste toujours assez faible ; le nombre des noyaux est parfois réduit à l'unité dans chaque article ; il existe de nombreuses anastomoses entre ces rhizoïdes.

Sordaria macrospora Auersw.

L'espèce que nous rangeons sous ce nom a été obtenue sur culture d'agar et de malt ; elle correspond bien, par les dimensions de ses divers organes, au *S. macrospora*.

Contrairement à ce que nous avons observé chez toutes les autres Sordariées, le mycélium de cette espèce qui pénètre profondément dans le milieu nutritif, est fortement contourné en toutes ses parties ; les gros rameaux aussi bien que les petites branches sont repliés en forme d'S ; les courbures sont plus ou moins prononcées, mais elles existent sur toute la longueur des filaments (Pl. LXXVIII, fig. 1).

Les cloisons sont perforées en leur centre ; elles sont de plus munies en dehors d'un épaississement annulaire ; cette disposition se rencontre chez les autres Sordariées.

Les articles du thalle sont fréquemment très longs et ils renferment de dix à vingt noyaux.

Les périthèces de forme sphérique se sont toujours montrés inclus dans le milieu nutritif; le col seul proémine au-dessus de la surface. La paroi externe du périthèce de couleur brune est constitué par deux ou trois assises de cellules à parois épaissies, cutinisées ; la seconde couche est peu épaisse et formée de plusieurs rangées de cellules aplaties. Les asques sont portés au fond du périthèce sur un plancher assez épais de pseudo-parenchyme. Le col du périthèce est tapissé par des périphyses qui débordent extérieurement (Pl. LXXXVIII, fig. 5).

Nous connaissons l'origine de ces diverses parties par la description que nous venons de donner du *Sordaria fimicola*.

Toutefois, nous n'avons pas réussi à obtenir dans cette espèce des ascogones enroulés, semblables à ceux du *S. fimicola*. L'ascogone était un filament droit renflé sur une certaine longueur et divisé en articles courts ; ces articles renfermaient plusieurs noyaux ; le cytoplasme était réticulaire. Les filaments recouvrants étaient fournis par un rameau partant de la base même de l'ascogone (Pl. LXXVIII, fig. 2).

Par suite de la ramification des filaments recouvrants, il se forme bientôt un tubercule de pseudo-parenchyme à l'intérieur duquel les réactifs ne pénètrent pas, de sorte que l'on croirait avoir affaire à des sclérotes.

Plus tard cependant, on reconnaît dans ces tubercules les diverses parties que nous avons signalées dans le *Sordaria fimicola* : une couche externe à parois colorées ; une couche moyenne dont les cellules sont aplaties ; et un noyau central de pseudo-parenchyme. Dans ce noyau central, on retrouve des articles plurinucléés qui appartiennent évidemment au gamétophore ; mais leur relation avec l'ascogone n'est pas aussi nette que dans le *S. fimicola* (Pl. LXXVIII, fig. 4).

La formation des asques n'offre rien de particulier ; les spores sont disposées en une série unique, bien que la dernière mitose se fasse avec des fuseaux transversaux ; ces spores sont d'abord à un seul noyau (Pl. LXXVIII, fig. 6, 7).

A maturité, elles sont remarquables par leurs dimensions et par l'épaisseur de la couche gélatineuse qui les entoure (Pl. LXXVIII, fig. 8). Longueur 30 μ ; largeur 18 μ.

Nous avons représenté Pl. LXXIX, fig. 1, une photographie du périthèce dans cette espèce.

Genre *Hypocopra*.

Winter définit ce genre de la manière suivante : « Présence d'un stroma qui englobe les périthèces totalement ou à moitié. Le reste comme dans les *Sordaria* (1). »

Hypocopra merdaria Fries.

Le mycélium, au début, ne se distingue pas de celui des *Sordaria*, ni comme forme ni comme structure ; les fila-

(1) Winter : *loc. cit.*, p. 163.

ments pénètrent dans le milieu nutritif et s'y ramifient ; les articles renferment un nombre plus ou moins grand de noyaux ; les cloisons ont un pore central.

Au moment où les périthèces vont se former, les filaments se multiplient à la surface et ils s'enchevêtrent en un stroma dont l'épaisseur est très variable ; les tubercules qui vont donner les périthèces naissent à l'intérieur de ce stroma ou à sa surface (Pl. LXXIX, fig. 2, et Pl. LXXX, fig. 1, 5).

L'origine des périthèces est ici beaucoup plus difficile à reconnaître que dans les *Sordaria ;* elle se fait de la même manière (Pl. LXXX, fig. 1-3). Un gros rameau court s'enroule à son extrémité en un ou deux tours de spire ; il existe une cloison à la base ; c'est l'ascogone qui renferme une dizaine de noyaux ou davantage ; d'autres cloisons le divisent bientôt en plusieurs articles. A la base de l'ascogone naissent les filaments recouvrants ; ceux-ci ne vont pas tarder à recouvrir les spires de cinq ou six assises de pseudo-parenchyme.

Les jeunes tubercules vont alors montrer une première différenciation ; les deux assises externes colorent leurs membranes en jaune ou en brun et constituent une écorce qui entoure un noyau de grandes cellules disposées en pseudo-parenchyme ; au milieu de ces cellules, on reconnaît encore pendant quelque temps les spires de l'ascogone ; mais assez fréquemment la distinction devient difficile, sinon impossible, parce que toutes les cellules sont incolores.

Un peu plus tard, les cellules qui sont situées sous l'écorce se multiplient en s'allongeant tangentiellement ; elles forment quatre assises qui donnent la *couche interne* de la paroi du périthèce.

La couche externe de cette même paroi comprend les deux assises colorées en brun dont nous avons déjà parlé ; extérieurement les filaments se disposent en deux ou trois

assises de stroma qui doublent en dehors cette couche externe (Pl. LXXX, fig. 6).

Le noyau du périthèce, comprenant les grandes cellules de pseudo-parenchyme, se creuse d'une cavité; à la surface interne de cette cavité et du côté qui sera le fond du périthèce, quelques cellules bourgeonnent des sortes de poils cloisonnés simples ou ramifiés qui représentent évidemment les paraphyses. Mais ce serait une erreur de croire que ces paraphyses prennent un grand développement ; elles sont relativement peu nombreuses et il est presque impossible d'en retrouver des traces au moment où les spores mûrissent dans les asques ; elles se confondent avec les cellules de pseudo-parenchyme du noyau qui jouent le rôle d'assises transitoires et disparaissent graduellement par dégénérescence (Pl. LXXX, fig. 6).

Au-dessous des paraphyses, dans le tissu de pseudo-parenchyme incolore, on rencontre des hyphes ascogènes ; leur relation avec l'ascogone n'est pas douteuse, mais la preuve n'est pas facile à donner, car les spires depuis longtemps déjà ne sont plus visibles ; ces hyphes ascogènes cloisonnées se reconnaissent à leur cytoplasme chromatique et à leurs noyaux ; elles donnent naissance aux asques suivant le mode en crochet.

La formation des spores dans l'asque se fait exactement comme chez le *Sordaria fimicola ;* elles ont de bonne heure deux noyaux disposés transversalement dans un cytoplasme dense renfermant deux ou trois vacuoles ; à l'extrémité postérieure, on remarque sur la membrane une tache chromatique ; ces spores ont alors une longueur de 18 à 20 μ sur 12 μ de largeur ; à maturité, quand la membrane s'est épaissie et colorée en jaune-brun, la longueur est de 28 μ, sans augmentation sensible de largeur ; ces spores sont disposées en une seule file et elles sont inclinées les unes sur les autres (Pl. LXXX, fig. 8-9).

En étudiant cette espèce, on serait facilement conduit à la décrire comme étant dépourvue d'ascogone, car dans beaucoup de jeunes tubercules il est difficile de distinguer le rameau initial; d'un autre côté, certains de ces tubercules prennent tout à fait l'apparence et la structure de sclérotes; il est fort possible qu'ils naissent sans le secours d'ascogones.

Enfin, quand l'ascogone existe au centre des tubercules, ses cellules paraissent vides, comme si elles ne contenaient ni cytoplasme ni noyaux; là encore, on pourrait croire que les diplogamètes ne naissent pas sur des ramifications de cet ascogone. Nous sommes persuadé néanmoins que l'ascogone se comporte ici comme dans toutes les espèces étudiées ; il semble seulement qu'il se vide de très bonne heure dans des ramifications latérales qui fourniront les hyphes ascogènes.

Nous devons reconnaître cependant que l'appareil initial du périthèce, dans cet *Hypocopra*, se rapproche de plus en plus d'une formation végétative ; si nous arrivons à reconnaître la nature de l'ascogone, c'est uniquement parce que nous avons suivi dans les autres groupes tous les intermédiaires qui le rattachent aux pseudo-gamétanges.

Genre *Podospora*.

Le genre *Podospora* est placé ordinairement au voisinage des *Sordaria* ; il s'en distinguerait seulement par la présence sur les spores d'appendices en forme de pédicelle ou de rostre.

Nos observations montrent qu'il existe d'autres différences plus profondes : tandis que chez les *Sordaria*, les articles du mycélium renferment de nombreux noyaux, chez les *Podospora* nous avons trouvé un mycélium qui ressemble à celui des *Chætomium* : les cellules, au moins la plupart, ne possèdent qu'un noyau.

Il existe dans le genre *Podospora* deux sections selon que les asques renferment huit spores ou davantage : la seconde section, celle dans laquelle le nombre des spores est supérieur à huit contient trois espèces : *P. pleiospora*, *P. setosa*, *P. curvicolla*.

Nous avons essayé en vain d'identifier l'espèce que nous avons étudiée avec l'une des précédentes : elle se rapproche du *P. pleiospora* par les dimensions des spores ; mais tandis que l'asque dans cette espèce renferme seulement seize, trente-deux ou soixante-quatre spores, la nôtre en contenait cent vingt-huit ; de plus, elle ne présentait qu'un appendice au lieu de deux ; cette espèce paraît plus voisine du *P. curvicolla*. Toutefois, il existe une trop grande différence dans les dimensions des spores pour qu'on puisse, sans autre informé, réunir les deux espèces ; dans le *P. curvicolla*, les spores ont 14 μ sur 8 μ ; alors que les spores dans nos cultures mesuraient 25 à 30 μ de longueur sur 4 μ de largeur.

Podospora hirsuta sp. nov.

Cette espèce a été obtenue en culture pure sur milieu nutritif : elle développe aux environs de 22 à 25° un mycélium superficiel abondant ; celui-ci est un peu floconneux et tout d'abord presque incolore.

En étudiant les filaments de ce mycélium, nous avons reconnu que la plupart des articles ne renfermaient qu'un noyau ; certains articles très longs en contenaient cependant plusieurs ; des conidies à un seul noyau prennent naissance çà et là sur le thalle et même sur les jeunes périthèces (Pl. LXXXI, fig. 1-4).

Nous avons observé dans cette espèce quelques cordons ressemblant à des rhizomorphes et qui étaient formés par l'accolement de plusieurs filaments.

Au bout de quelques jours apparaissent les péri-

thèces : ils sont à moitié inclus dans l'agar (Pl. LXXXI, fig. 15); le cou est plus ou moins long, souvent un peu recourbé ; sa couleur est brune ou noirâtre ; un revêtement mycélien blanc ou brun s'étend d'un périthèce à l'autre : les filaments qui le constituent sont cloisonnés de loin en loin et vides de protoplasma : la membrane est épaisse, incolore ou colorée en brun.

Nous avons pu étudier l'appareil initial du périthèce : l'ascogone est une branche recourbée qui s'enroule ensuite en peloton ; elle est recouverte de bonne heure par deux ou trois filaments recouvrants nés dans son voisinage immédiat (Pl. LXXXI, fig. 3-8).

Ces premiers stades ressemblent à ceux que nous avons rencontrés dans les *Sordaria ;* ils en diffèrent cependant par des caractères de structure : ainsi toutes les cellules qui entourent l'ascogone n'ont qu'un noyau. Il m'a paru également que les articles de l'ascogone n'avaient qu'un noyau ; mais nous ne pouvons l'affirmer.

Il eût été intéressant de suivre la destinée de cet ascogone et ses relations avec les hyphes ascogènes ; avec la meilleure volonté, on ne peut suffire à tout.

Nous nous sommes borné à faire quelques observations sur le mode de formation des spores. Au moment où elles naissent dans l'asque, elles sont cylindriques ; la longueur du bâtonnet est de 15 μ environ ; sa largeur, de 2 à 3 μ ; au centre se trouve un noyau à structure ordinaire. L'épiplasme est fibrillaire au sommet de l'asque, tandis qu'il est aqueux, incolore autour des spores.

Les bâtonnets ne tardent pas à se renfler à l'une de leurs extrémités, celle qui est située du côté du sommet de l'asque : *il existe donc une orientation définie des spores* (Pl. LXXXI, fig. 10-11).

A quoi tient cette orientation ? Nous ne saurions le dire, mais il serait assez intéressant d'en connaître la cause.

Le noyau passe dans le renflement, alors que le reste du

bâtonnet, conservant ses dimensions primitives, formera le pédicelle ; le cytoplasme qui s'y trouve est trabéculaire ; dans le renflement, le cytoplasme est granuleux et limite une grande vacuole centrale ou plusieurs vacuoles plus petites.

Les dimensions du renflement sont alors de 15 μ en longueur sur 10 μ en largeur ; la longueur du pédicelle est de 20 μ ; il communique encore librement avec la spore (Pl. LXXXI, fig. 12-13).

Le renflement s'entoure bientôt d'une membrane épaisse dont la couleur olive passe ensuite au brun foncé ; la longueur des spores est alors de 25 à 30 μ sur une largeur de 14 μ environ ; elles ont un contour elliptique et ne montrent que le seul appendice constitué par le pédicelle et dont nous connaissons l'origine.

Nous avons reconnu à l'extrémité des asques une sorte de pore analogue à celui des *Sordaria* : chaque spore elle-même présente à son extrémité opposée au pédicelle une aréole suivant laquelle la membrane est restée mince et incolore.

Nous avons désigné cette espèce sous le nom de *P. hirsuta* à cause des poils nombreux qui recouvrent les périthèces : la membrane de ces tubes porte çà et là des épaississements chromatiques.

Nous pensons que les *Podospora* ont des affinités tout à la fois du côté des Sordariées et des Chætomiées.

Genre *Sporormia*.

Le genre *Sporormia* est une Sordariée dépourvue de *stroma*. Les espèces de ce genre se reconnaissent surtout à leurs spores allongées et cloisonnées ordinairement en quatre cellules ; ces spores sont de couleur brune ou noire.

Nous avons suivi les premiers développements du péri-

thèce dans une espèce de ce genre : ils sont très différents de ce que nous avons décrit dans les *Chætomium* et les *Sordaria.*

Sporormia intermedia Auersw.

Cette espèce est la plus répandue du genre ; elle se développe abondamment sur les excréments de divers animaux et, en particulier, sur les crottes de lapin.

Nous l'avons cultivée en milieu nutritif, et son développement est rapide.

Le mycélium est assez délicat : il existe de gros troncs rayonnants d'un diamètre de 8 à 10 μ; de fins rameaux s'en détachent souvent à angle droit et donnent de nombreuses ramifications très fines, puisque leur diamètre ne dépasse guère 2 μ ; les membranes de ces filaments restent minces ; le cytoplasme des articles est clair; il renferme de nombreux noyaux très petits : quelques articles sont moins longs, et le nombre des noyaux est alors de cinq ou six.

La caractéristique de ce mycélium, c'est l'abondance des anastomoses ; elles sont extrêmement nombreuses, si bien que l'ensemble des filaments arrive à former une sorte de réseau.

Le développement du périthèce ne présente pas le caractère d'uniformité que nous avons rencontré chez les Discomycètes et les Périsporiacées ; non seulement on ne trouve pas de trophogone, mais l'ascogone lui-même ne répond plus au schéma général que d'une manière très imparfaite.

L'article d'un rameau se renfle plus ou moins en tonnelet : il renferme, comme les autres cellules du thalle, cinq ou six noyaux très petits, distribués dans un cytoplasme clair et réticulaire. Cet article ne tarde pas à se cloisonner en cellules dont la plupart tout au moins n'ont qu'un noyau ou deux. Les cloisons se forment d'abord per-

pendiculairement à l'axe : puis d'autres apparaissent dans le sens de l'axe : il y a ainsi formation d'un petit nodule qui se colore en jaune.

On pourrait être tenté, en rencontrant certains aspects du début, de penser à une fécondation.

Ainsi, il arrive qu'un rameau basilaire vient ramper sur l'ascogone ; il peut même contracter une anastomose avec cet organe. Nous avons rencontré un cas de ce genre : le rameau contenait un noyau ; l'ascogone en renfermait cinq ou six (Pl. LXXXII, fig. 1). D'autres fois, c'est une branche de mycélium qui se met en communication avec l'ascogone par un court rameau ; là encore, on pourrait songer à une fécondation ou tout au moins, on assimilerait volontiers cet organe à un trophogone (Pl. LXXXII, fig. 2).

Mais, avec un peu d'attention, on se rend bien vite compte du caractère purement végétatif de ces anastomoses ; souvent l'anastomose n'est plus au contact même de l'ascogone ; parfois, il en existe plusieurs à quelque distance (Pl. LXXXII, fig. 8) ; enfin l'ascogone peut se cloisonner avant qu'aucune anastomose intervienne.

Il n'est pas difficile de reconnaître qu'il ne s'agit en l'espèce que d'anastomoses identiques à celles que nous rencontrons abondamment dans toutes les autres parties du thalle de cette espèce ; leur position, leur nombre, sont variables; de plus, elles manquent souvent au début même du périthèce, pour se montrer très nombreuses à un stade plus avancé.

Nous allons retrouver, en étudiant plus loin un *Fumago*, des anastomoses de ce genre ; comme ces dernières, elles n'ont rien à voir avec la fécondation ; elles sont simplement un moyen d'assurer la nutrition des périthèces.

On peut constater qu'aucune modification ne se produit dans la structure des noyaux de l'ascogone ; ces noyaux sont semblables à ceux qui se trouvent soit dans le thalle,

soit dans les filaments recouvrants. La distinction n'existe pas davantage lorsque l'ascogone s'est transformé en un nodule constitué par des cellules à un seul noyau.

Ce n'est pas la première fois que nous assistons à un cloisonnement de l'ascogone ; mais jamais jusqu'ici nous n'avions vu ce cloisonnement atteindre une pareille importance ; il donne naissance, par une série de cloisons parallèles à l'axe ou perpendiculaires, à un tubercule sphérique de pseudo-parenchyme dont le diamètre atteint rapidement 40 μ environ.

Le rôle des filaments recouvrants qui, ailleurs, est prépondérant dans la formation de toute la partie stérile du périthèce, est très réduit dans ce *Sporormia :* il en existe assez généralement deux qui proviennent de la branche qui porte l'ascogone ou d'un rameau voisin ; ces filaments recouvrants contractent en se ramifiant de nombreuses anastomoses avec les cellules superficielles du tubercule ; mais la part qu'ils prennent à la formation des tissus du périthèce est presque nulle ; ils contribuent peut-être à donner l'assise externe du tubercule, et encore nous n'en sommes pas bien certain. Par contre, ils servent, grâce aux nombreuses anastomoses qui se trouvent dans le voisinage, à fournir l'aliment nécessaire au jeune périthèce (Pl. LXXXIII, fig. 4-8).

Celui-ci, à un moment donné, est exactement sphérique ; son assise externe, bien délimitée et formée par des cellules isodiamétriques, simule un épiderme ; quelques-unes de ces cellules se prolongent en rhizoïdes. Le reste du tubercule est constitué par des cellules polyédriques unies en pseudo-parenchyme incolore.

Au centre du jeune périthèce, on aperçoit une ou plusieurs cellules plus grandes que les autres : leur cryto-plasme est dense et chromatique ; elles renferment chacune deux noyaux ; ceux-ci sont plus gros que les noyaux végétatifs ; ces cellules sont quelquefois disposées en arc

comme s'il s'agissait d'un ascogone de *Sordaria* ; mais de face, on n'en voit qu'une ou deux (Pl. LXXXIV, fig. 1-4).

Ce sont évidemment ces cellules qui donnent les hyphes ascogènes portant les diplogamètes : mais il nous a été impossible de suivre la marche de la ramification du gamétophore.

Le reste du développement a lieu comme dans les *Sordaria* ; une dégénérescence de cellules se produit au centre du tubercule qui devient creux ; quelques vésicules incolores proéminent sous forme de poils dans cette cavité du jeune périthèce (Pl. LXXXIV, fig. 5). Tandis que les diplogamètes apparaissent, du côté de la base, sur les hyphes ascogènes, une multiplication active de cellules a lieu en sens opposé ; elle donne naissance au col du périthèce, qui est épais et assez court généralement : celui-ci a maintenant un contour ovale ; il est de couleur noire, de nombreux rhizoïdes anastomosés se détachent de la base et rayonnent dans le milieu nutritif.

La cavité générale s'est agrandie : elle se trouve bientôt remplie par les asques et les paraphyses.

Sauf à la base du périthèce, où la paroi conserve ses quatre ou cinq assises de cellules, partout ailleurs, sur les côtés et en haut, il y a dégénérescence des assises internes , au niveau du col, les cellules provenant de la multiplication tardive dont nous avons parlé, sont unies en un tissu serré de couleur brune ou noirâtre.

Les asques sont d'abord cylindriques ; ils se renflent plus tard et chacun d'eux renferme huit spores cloisonnées en quatre cellules.

La longueur des asques ne dépasse pas 90 μ : les spores ont une longueur de 25 μ sur une largeur de 4 μ ; elles sont couchées les unes sur les autres en une série unique (Pl. LXXXIV, fig. 7). A maturité les asques ont une longueur de 120 μ ; leur épaisseur est de 20 à 22 μ ; les as-

cospores sont colorées en brun ; elles ont maintenant une longueur de 40 à 50 μ sur 8 à 10 μ de largeur.

Le *Sporormia intermedia* nous offre un nouveau mode de développement de l'appareil initial du périthèce ; tandis que celui des *Sordaria* pouvait encore être rattaché au type général par l'intermédiaire des Aspergillées, ici nous avons quelque peine à saisir le sens de la déviation qui s'est produite. Doit-on considérer comme ascogone l'article qui en se cloisonnant a fourni le tubercule primitif, ou faut-il réserver ce nom aux cellules qui se différencient à l'intérieur du tubercule et donnent les hyphes ascogènes ? Nous avons adopté la première hypothèse : mais nous reconnaissons volontiers qu'elle est discutable.

Genre *Epichloë.*

Ce genre est placé par Winter dans les *Hypocreaceæ* au voisinage des *Claviceps* ; il renferme une espèce assez commune qui vit sur les chaumes des Graminées.

Epichloë typhina Pers.

Le stroma couvre la surface de la gaine et le mycélium s'étend entre cette gaine et la tige ; il est d'abord blanc floconneux et produit des conidies ; plus tard, il prend une couleur jaune d'or et il renferme au milieu de son tissu de pseudo-parenchyme de nombreux périthèces.

Nous n'avons étudié que ce dernier état : les périthèces sont inclus dans le stroma ; à la surface de celui-ci, on observe une série de légères protubérances qui correspondent chacune à un ostiole (Pl. LXXXV, fig. 1).

Le stroma est formé par des filaments serrés en pseudo-parenchyme et orientés perpendiculairement à la surface du support ; la paroi même du périthèce est constituée par des filaments plus serrés et entrelacés ; le col est garni de périphyses (Pl. LXXXV, fig. 2).

Les diplogamètes prennent naissance sur un massif de pseudo-parenchyme, un peu comme chez les *Sordaria* ; nous avons reconnu nettement le mode en crochet.

Nous avons suivi la naissance des spores dans l'asque ; elles sont d'abord très petites, de forme elliptique avec un noyau unique central : leur longueur à ce moment est de 6 à 8 μ (Pl. LXXXV, fig. 4).

Ces spores s'allongent ensuite en un long filament qui atteint la longueur de l'asque, c'est-à-dire 100 μ et davantage. Le noyau, pendant cet allongement, a subi plusieurs divisions, sans qu'il y ait eu cloisonnement de la cellule (Pl. LXXXV, fig. 5).

Nous pensons, d'après quelques observations, incomplètes il est vrai, que le mycélium, dans cette espèce, est formé par des articles à un seul noyau (Pl. LXXXV, fig. 6).

Il y aura lieu de rechercher dans les espèces à périthèce composé l'origine des hyphes ascogènes ; nous supposons qu'il existe un ascogone distinct pour chaque périthèce.

Genre *Fumago*.

Les espèces de ce genre se développent à la surface des rameaux et des feuilles de beaucoup de plantes (1) ; elles forment une sorte de revêtement noir, d'où le nom de fumagine : ces Champignons vivent fréquemment en compagnie de Pucerons et de Kermès ; ils sont assez mal connus, sauf l'espèce qui vit sur le Saule.

Fumago salicina Montagne.

Cette espèce a été très bien étudiée par Tulasne, qui a reconnu et décrit les diverses formes de fructification (2) ;

(1) Prillieux : *Les maladies des plantes*, vol. II, p. 42.
(2) Tulasne : *Selecta Fung. Carpol.*, II, p. 281.

de son côté, Zopf a précisé les détails d'organisation de l'appareil conidien (1).

Nous avons cultivé sur milieu nutritif une fumagine que nous avons rapportée à cette espèce ; elle a donné naissance à un mycélium noir abondant dont une partie pénètre très profondément à l'intérieur de l'agar-agar, alors que l'autre reste à la surface ; celle-ci est souvent d'aspect floconneux.

Les filaments du mycélium ont un diamètre de 4 à 5 μ ordinairement, alors que la longueur des articles est de 25 à 30 μ. La membrane est d'abord incolore, puis elle devient de couleur brune ou noire ; elle s'est cutinisée avec une épaisseur plus ou moins grande ; les cellules d'un même filament ont leurs membranes cutinisées à des degrés très variables : parfois même, on trouve côte à côte des articles incolores et des articles complètement noirs. Lorsque la cutinisation est très forte, la membrane devient inextensible et, si un réveil de la végétation se produit, si un accroissement intercalaire se montre à nouveau, la paroi brune se rompt pour permettre aux filaments de s'allonger.

Dans les cultures âgées de deux ou trois mois, les blocs d'agar nutritif, envahis dans toutes leurs parties par le mycélium, ont un peu la couleur du charbon ; ce mycélium est ramifié en branches de différentes grosseurs ; les dernières sont très ténues ; le diamètre ne dépasse guère 1 μ. Au voisinage de la surface, les filaments sont plus nombreux, et ils s'enchevêtrent en un feutrage assez dense ; il en est de même du mycélium aérien ; celui-ci est recouvert de nombreux conidiophores qui produisent une quantité considérable de spores ; celles-ci s'accumulent en masse à la surface de la culture (Pl. LXXXVI, fig. 1-2).

(1) Zopf : *Die Conidienfruchte von Fumago* (Nov. Acta, Bd. 40).

On rencontre aussi des sortes de rhizomorphes constitués par un nombre variable de filaments parallèles accolés les uns aux autres et réunis par de très fréquentes anastomoses ; ils ont déjà été décrits par Zopf (1).

La membrane assez fréquemment n'est cutinisée que par places dans ces cordons, de telle sorte que la paroi semble mouchetée de taches noires (Pl. LXXXVIII, fig. 1) ; le même fait peut se rencontrer également sur les filaments ordinaires.

L'histologie de cette espèce n'ayant pas été faite, notre attention s'est portée de préférence sur la question de structure.

Nous avons pu constater que les cellules du thalle ne renferment ordinairement qu'un noyau, quels que soient la longueur et le diamètre de l'article : ce noyau, qui est nucléolé, a un diamètre inférieur à 2 μ ; son nucléoplasme est dense et il se colore assez uniformément par l'hématoxyline ; ce noyau occupe en général le milieu de la cellule.

Les cellules ordinaires ont, un cytoplasme clair, plus ou moins réticulé ; dans celles qui ont une tendance à s'enkyster, il y a production de matière grasse ; le cytoplasme renferme alors deux ou trois globules oléagineux.

Les anastomoses sont très fréquentes entre les divers filaments du thalle. Nous verrons qu'elles deviennent encore plus nombreuses lors de la formation des périthèces.

Les diverses formes de conidiophores ont été décrits par Tulasne et par Zopf : ceux que nous avons étudiés avaient la disposition figurée par Tulasne (Pl. LXXXVI, fig. 1) : les conidies noires étaient portées en chaînettes sur un conidiophore plus ou moins long et plus ou moins cloisonné.

(1) Zopf : *Die Pilze* (Handbuch der Bot. de Schenk, Bd. IV, p. 293).

Malgré l'abondance de ces appareils, il n'est pas très facile de les étudier ; au moindre contact avec l'eau, toutes les conidies se détachent et il ne reste que les conidiophores, à peine reconnaissables au milieu des autres filaments.

Ces conidiophores se développent un peu partout sur les filaments ordinaires, sur les rhizomorphes et même sur les débuts de sclérotes ou de périthèces. Ce sont de gros rameaux simples ou cloisonnés, quelquefois d'aspect toruleux, qui se dressent perpendiculairement au support ; leur extrémité qui bourgeonne les conidies est fréquemment plus ou moins renflée, plus ou moins étalée irrégulièrement ; on la reconnaît aux traces d'insertion des conidies qui persistent sous la forme de petites éminences verruqueuses situées à côté les unes des autres (Pl. LXXXVI, fig. 2).

Les conidies qui se sont détachées ont des dimensions extrêmement variables ; les plus petites ont une longueur de 7 μ sur 4 à 5 μ de largeur, alors que les plus grosses atteignent une longueur de 25 μ sur une largeur de 6 à 7 μ ; quelques-unes sont cloisonnées en deux cellules.

La membrane est noire, cutinisée et recouverte de petites protubérances ; le cytoplasme est dense, finement granuleux ; au centre de la conidie, on aperçoit un petit noyau.

Chacune de ces conidies a pris naissance par bourgeonnement ; d'autre part, elles ont bourgeonné à leur tour en un ou plusieurs points de leur surface : on reconnait encore assez souvent sur ces conidies détachées le point qui leur servait d'attache et aussi les protubérances qui portaient les conidies issues du bourgeonnement (Pl. LXXXVI, fig. 2).

L'article terminal du conidiophore est probablement uninucléé au début ; mais le noyau se divise rapidement, comme chez les Pénicilliées et les Aspergillées, pour

fournir le noyau des nombreux bourgeons qui couvrent sa surface.

En somme, si les conidies qui naissent directement sur le conidiophore ne bourgeonnaient pas à leur tour pour former des chaînettes de spores ramifiées, nous aurions un appareil conidien semblable à celui des *Aspergillus*.

Entre ces conidiophores normaux et les cellules du thalle qui parfois bourgeonnent directement des conidies, il existe une foule de transitions et de formes intermédiaires que nous n'avons pas l'intention de décrire.

On connaît dans le *Fumago salicina* des spermogonies, des pycnides et des périthèces ; on a décrit des spermaties en bâtonnets hyalins d'une longueur de 3 μ, 5 et des stylospores de couleur brune, allongées ou ovales, ayant de 3 à 5 cloisons d'une longueur de 13 à 16 μ sur une largeur de 6 à 10 μ.

Les spores en bâtonnets dont nous avons observé la production dans nos cultures se rapprochent des spermaties par leurs dimensions ; mais elles bourgeonnent à la surface du mycélium, au lieu de se former à l'intérieur de spermogonies.

Nous avons constaté à cet égard un fait assez singulier : les filaments sur lesquels naissent ces spermaties n'ont pas la structure ordinaire ; ils se ramifient en gros rameaux qui restent courts ; ces rameaux sont irréguliers, toruleux, parfois pressés les uns contre les autres. Si quelques articles ont encore la structure uninucléée, la plupart renferment plusieurs noyaux. Or, tous ces articles sont susceptibles de bourgeonner des spermaties en un point quelconque de leur surface ; cependant assez souvent le bourgeonnement est limité soit à l'extrémité d'un rameau, soit sur une protubérance d'un article. Ces spermaties se développent côte à côte ; leur longueur est de 5 à 6 μ sur une largeur de 1 μ, 5 ; elles sont incolores, et

possèdent en leur milieu un noyau (Pl. LXXXVII, fig. 1-9); elles sont rarement cloisonnées en deux cellules.

Nous avions pensé un instant que le mycélium qui produit ces spermaties appartenait peut-être à une autre espèce qui se serait introduite accidentellement dans nos cultures. Son aspect en effet est assez particulier ; les filaments, au lieu de se ramifier en branches de plus en plus fines, portent des gros rameaux qui restent courts ; ces rameaux sont assez fréquemment d'aspect toruleux ; on les trouve assez fréquemment rapprochés les uns des autres (Pl. LXXXVII, fig. 7-8). Au point de vue de la cutinisation, on ne saurait rien dire de général ; si beaucoup de ces rameaux conservent leur membrane incolore, d'autres sont colorés en brun ou en noir. Dans ce mycélium, certaines parties sont complètement dépourvues de cytoplasme à côté d'articles ou de rameaux qui en sont remplis.

Ce thalle appartient bien cependant au *Fumago*, car nous avons pu en suivre une portion jusqu'à sa réunion avec le mycélium ordinaire.

Nous devons dès lors nous demander quelle est la signification de ces articles à plusieurs noyaux qui se montrent ainsi sur un thalle à structure uninucléée.

Il n'est pas douteux pour nous qu'il s'agit d'un retour vers l'état ancestral ; comme les renflements d'*Aspergillus*, ils rappellent les anciens sporanges.

Evidemment la ressemblance est assez éloignée, mais l'homologie se justifie cependant ; ainsi, chez le *Penicillium vermiculatum* dont les cellules ne possèdent qu'un noyau, l'ascogone est le seul organe qui renferme un grand nombre d'éléments nucléaires ; or l'ascogone tient la place de l'ancien gamétange. Dans le *Fumago salicina*, les conidiophores à nombreux noyaux qui se montrent sur un thalle uninucléé tiennent de même la place des anciens sporanges.

Nous avons même fait à cet égard une observation extrêmement curieuse ; elle nous paraissait tellement extraordinaire que nous avions peine à en croire nos yeux ; parfois, les spermaties, au lieu d'être exogènes, sont endogènes ; nous en avons rencontré à l'*intérieur même* de certains articles. Après avoir écarté l'hypothèse d'une pénétration accidentelle, nous sommes arrivé à la conviction que ces spermaties s'étaient *formées dans l'article qui les contenait.*

La question des spores endogènes se trouve donc posée à propos du *Fumago salicina,* comme elle l'est chez le *Dematium pullulans* et les *Glœosporium.*

On sait en effet que des spores endogènes ont été décrites chez le *Dematium pullulans* par Jörgensen (1) et Weleminsky (2). Klöcker et Schionning (3) les considèrent comme étant le résultat de simples phénomènes d'accroissements perforants.

Il faudrait voir, d'autant plus que Planchon a obtenu de son côté des endospores chez ce même *Dematium pullulans* (4) ; il est vrai qu'il indique pour ces spores une origine toute différente.

De leur côté, Viala et Pacottet ont décrit chez le *Glœosporium nervisequum* des kystes avec un nombre variable d'endospores, sans parler des formations qu'ils considèrent comme étant analogues aux asques de levures (5).

Ces diverses formations endosporées nous paraissent toutes devoir être rapportées à un réveil d'une tendance ancestrale : la sporulation par sporanges ; mais le phé-

(1) Jörgensen : *Centr. f. Bakt.*, 1898.
(2) F. Weleminski : *Centr. f. Bak.*, 1899.
(3) Klöcker et Schionning : *C. R. du lab. de Carlsberg*, 1900.
(4) Planchon : *Influence de divers milieux chimiques sur quelques Champignons du groupe des Dématiées*, Paris, 1900, p. 208.
(5) Viala et Pacottet : *Annales de l'Institut agronomique*, 1906.

nomène n'a plus de fixité ; il se produit rarement et à titre de simple accident, au moins chez les *Fumago*; le bourgeonnement de conidies exogènes sous ses divers aspects reste toujours la seule forme *normale* de la reproduction asexuelle.

Quant aux observations de Viala et Pacottet sur la production de sporanges véritables dans les *Glœosporium*, elles sont évidemment des plus intéressantes ; mais nous préférons attendre avant de formuler une interprétation.

Nous avons rencontré dans nos cultures de *Fumago* les débuts d'un appareil de fructification qui vraisemblablement correspond aux périthèces.

En effet, d'après les premiers développements, il ne saurait être question des diverses sortes de pycnides qui ont été décrites par Zopf dans cette espèce ; il ne reste donc guère à envisager que l'hypothèse de périthèces.

Le début s'annonce par la formation sur un filament du thalle d'une chaîne de grosses cellules sphériques qui épaississent et cutinisent leur membrane, alors que deux ou trois globules oléagineux apparaissent dans le cytoplasme ; ces cellules ne possèdent qu'un noyau, comme les autres cellules du mycélium (Pl. LXXXVI, fig. 3, 4). Le filament qui porte cet appareil initial est en relation directe avec d'autres filaments voisins qui présentent les mêmes formations (Pl. LXXXVI, fig. 4). Les périthèces sont donc formés sur les diverses branches d'un même thalle, comme la chose a lieu chez les *Ascodesmis*, les *Monascus*, etc.

Des ramifications nombreuses se produisent au voisinage de ces grosses cellules initiales ; celles-ci sont elles-mêmes d'ailleurs susceptibles de se prolonger en filaments ; il s'établit alors une foule d'anastomoses (Pl. LXXXVI, fig. 5).

La formation du nodule a lieu de façon très simple : les cellules initiales se trouvent entourées par les cellules

des filaments rayonnants dont les articles basilaires se segmentent, se ramifient et s'enchevêtrent ; toutes ces cellules qui sont isodiamétriques sont en communication les unes avec les autres par des anastomoses ; l'épaississement du tubercule se fait en ordre centrifuge ; de sa surface se détachent les filaments rayonnants et même des rhizomorphes qui jouent le rôle de rhizoïdes (Pl. LXXXVIII, fig. 4).

Nous avons obtenu ainsi des sphères noires ressemblant tout à fait à des périthèces ; mais ces périthèces n'ont jamais produit d'asques.

Dans ces conditions, on ne peut que formuler des hypothèses ; les cellules initiales représentent sans doute l'ascogone qui ressemblerait alors un peu à celui des *Sordaria*, surtout quand ce dernier est intercalaire ; la paroi serait formée par des filaments recouvrants s'enchevêtrant en ordre centrifuge.

Il sera fort intéressant de poursuivre ces études sur l'origine du périthèce, non seulement chez les *Fumago*, mais dans tout le groupe des Pyrénomycètes.

Nos observations sur les Chétomiées, les Sordariées, font prévoir que l'ascogone va perdant de plus en plus les caractères primitifs qu'il tenait des gamétanges.

On peut même se demander si le gamétophore qui porte les diplogamètes n'est point arrivé, dans quelques genres, à se rendre indépendant de tout ascogone, à l'exemple du conidiophore qui le plus fréquemment est porté directement sur les filaments mycéliens.

TROISIÈME PARTIE.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

Il ne saurait être question ici de résumer les faits nombreux contenus dans ce travail ; nous voudrions seulement dégager de ces faits une vue d'ensemble qui puisse permettre à chacun de s'orienter facilement.

De la première partie qui a été publiée dans la 9e série du *Botaniste*, nous ne dirons rien : on sait que nous nous sommes efforcé de prouver le développement autonome de la sexualité chez les Siphomycètes : nous avons suivi ce développement pas à pas, en essayant de rendre compte des raisons et des causes qui ont modifié la sexualité primitive en lui imprimant ses caractères particuliers.

L'*union des gamétanges* domine toute l'histoire de la reproduction sexuelle chez les Champignons siphomycètes : c'est aussi le point de départ de toutes les modifications que nous avons rencontrées chez les Champignons supérieurs.

Si l'origine même des Basidiomycètes laisse encore prise, à l'heure actuelle, à de nombreuses incertitudes ; si nous ne connaissons pas encore d'une façon indiscutable leur point de contact avec les groupes plus inférieurs, nous pouvons dire que le problème de la descendance des Ascomycètes est complètement résolu ; ils se rattachent aux Siphomycètes par des espèces qui réalisent encore l'*union des gamétanges*.

Chaque grand groupe, soit dans le règne végétal, soit dans le règne animal, évolue avec un nombre restreint de

caractères qui lui impriment sa physionomie propre : ordinairement l'un d'eux l'emporte sur tous les autres par sa fixité et son importance ; parfois plusieurs caractères se disputent la prééminence ; les Champignons, à cet égard, ne font pas exception. C'est au naturaliste de reconnaître le rôle de chacun, de rechercher les causes de son apparition, d'établir son influence sur l'organisation et la structure des organismes et d'expliquer son maintien ou sa disparition, celle-ci pouvant être lente, progressive ou brusque.

Toutes nos études se sont inspirées de préoccupations de ce genre : tout au début, nous nous efforcions de dégager l'influence du mode de nutrition sur la distinction des êtres en animaux et végétaux ; plus tard nous avons essayé de montrer l'influence de la nutrition holophytique sur la morphologie et l'organisation de la plante ; tout récemment encore nous cherchions à suivre l'autophagie sexuelle dans son origine et dans ses résultats, dans les modifications qu'elle a apportées au cycle du développement.

On s'étonnerait à bon droit de ne pas retrouver la même méthode, les mêmes tendances, dans ce mémoire sur les Ascomycètes.

Aussi, avons-nous commencé par établir la nature de l'asque telle que nous la comprenons, après avoir discuté longuement les idées formulées par Brefeld, de Bary et Harper ; cela nous a permis de reconnaître que la formule du développement des Ascomycètes est calquée tout d'abord sur celle de l'ancêtre siphomycète :

Sporophyte Sporanges Gamétophyte. Gamétange œuf Sporogone.

Les sporanges vont être remplacés par des conidiophores ; les gamétanges cèdent la place à des gamétophores ; l'œuf germe immédiatement en un sporogone qui est l'asque ; le thalle à structure continue se transforme en un thalle à structure cloisonnée.

Telles sont les grandes lignes de l'évolution des Ascomycètes.

Essayons de comprendre la nature de cette évolution, ses origines lointaines et la marche qu'elle a suivie avant d'atteindre son apogée chez les Pyrénomycètes.

A

Si nous examinons d'abord *la manière d'être du sporophyte et du gamétophyte*, nous sommes surpris d'y trouver des différences dont nous ne parvenons pas à saisir complètement la cause.

Ainsi, nous ne connaissons pas de thalle produisant des conidies dans l'*Eremascus fertilis*, dans l'*Amauroascus verrucosus* et chez beaucoup de Discomycètes et de Pyrénomycètes. Cela ne veut pas dire que les sporophytes ont complètement disparu dans ces espèces ; mais il n'en est pas moins vrai que leur formation, si elle a lieu, n'apparaît que rarement.

Et cependant, chez les organismes inférieurs, le développement normal de l'espèce exige ordinairement une succession de nombreux sporophytes avant l'alternance régulière du gamétophyte.

Il est vrai qu'un certain nombre d'espèces appartenant à tous les groupes, Gymnoascées, Monascées, Pénicilliées, Aspergillées, etc., montrent bien cette succession des sporophytes et cette alternance avec les gamétophytes.

Nous arrivons même à une transformation inverse de la précédente ; certaines espèces appartenant par exemple aux Pénicilliées et aux Aspergillées ne forment plus que très rarement leurs périthèces, si bien qu'on serait disposé à penser qu'un certain nombre d'espèces ont peut-être perdu leurs gamétophytes d'une façon définitive.

Et cette disparition complète présumée, soit des sporo-

phytes, soit des gamétophytes, n'a rien à voir avec la position dans une famille ou dans un groupe : ainsi l'*Amauroascus verrucosus*, qui dans nos cultures n'a pas fourni de conidies, est placé au voisinage du *Ctenomyces serratus* et de l'*Aphanoascus cinnabarrinus*, qui en produisent des quantités considérables.

Nous voyons de même que notre *Penicillium vermiculatum* donne en abondance des périthèces, alors que les conidiophores sont relativement peu nombreux ; cependant les autres *Penicillium* ne donnent guère que des conidiophores ; il est même assez probable qu'un certain nombre de formes ne vivent plus qu'à l'état de sporophytes.

Il peut se faire que le sporophyte et le gamétophyte soient représentés chez beaucoup de Champignons par des thalles bien distincts ; à cet égard, l'étude du *Penicillium vermiculatum* est très instructive ; mais nos connaissances sur ce point sont encore très rudimentaires. Nous savons par contre pertinemment que les sporogamétophytes sont nombreux dans tous les groupes ; non seulement les conidiophores se forment souvent au voisinage des périthèces et sur le même mycélium, mais on connaît depuis longtemps une foule d'exemples où ils apparaissent sur les périthèces.

Cette chose n'est devenue possible que grâce à la similitude de structure de la cellule dans les sporophytes et les gamétophytes : en effet, la réduction chromatique ayant lieu à la germination de l'œuf, tout le développement se fait avec *n* chromosomes ; de la sorte, l'alternance des thalles, qui est si nette chez les Muscinées, les Cryptogames vasculaires, les Phanérogames, a pu être remplacée fréquemment par une simple alternance des fructifications.

Il est cependant toujours utile, lorsqu'on envisage le développement d'une espèce, d'avoir à la pensée la formule

normale et primitive, qui comporte à la fois une succession et une alternance de végétations auxquelles succède une alternance de générations (1).

La *structure des sporophytes et des gamétophytes* a subi chez les Ascomycètes de profondes modifications ; le thalle siphoné de l'ancêtre s'est trouvé divisé par des cloisons de plus en plus nombreuses, si bien que beaucoup d'espèces ne possèdent plus régulièrement qu'un noyau par article.

Le changement ne s'est pas opéré d'une façon brusque.

Ainsi dans toutes les familles qui sont encore au voisinage des Siphomycètes, les articles du thalle contiennent de nombreux noyaux : il en est ainsi dans les Gymnoascées, les Pénicilliées, les Aspergillées, les Monascées, les Pyronémacées, les Ascobolées, etc.

Cependant, nous avons constaté déjà qu'en ce qui concerne les *Penicillium*, une réduction progressive du nombre des noyaux se produisait en approchant de l'extrémité du conidiophore ; nous avons même décrit le thalle du *Penicillium vermiculatum* comme étant constitué par des cellules à un seul noyau.

D'autre part, nous avons suivi chez les Endomycétées une tendance rapide à un cloisonnement de plus en plus complet ; ainsi dans l'*Endomyces Magnusii*, certains articles terminaux renferment une cinquantaine de noyaux et davantage, alors que sur des rameaux latéraux de faible diamètre, le nombre des noyaux par articles descend jusqu'à l'unité. La structure uninucléée du thalle se trouve réalisée entièrement chez les Saccharomycétées, si voisins des Endomycétées qu'on peut à peine les séparer comme familles distinctes.

La structure du thalle ne saurait donc être d'un grand

(1) P.-A. Dangeard : *L'évolution de la sexualité générale, loc. cit.*, p. 18.

secours dans la classification : elle n'offre guère un caractère stable que chez les Érysiphées où les cellules, dans les divers genres que l'on a étudiés, possèdent normalement un seul noyau.

Par contre, les Pyrénomycètes nous offrent à cet égard les plus grandes différences, tandis que les *Sordaria* par exemple possèdent de nombreux noyaux dans leurs articles, les *Chætomium* et les *Fumago* ont des cellules uninucléées.

La structure du thalle ne saurait donc être utilisée en classification que dans des limites assez restreintes ; nous saurons par elle que, sur *un même rameau* d'évolution, les espèces chez lesquelles les cellules ne possèdent qu'un noyau, doivent occuper une position supérieure à celles qui ont encore des articles à nombreux noyaux.

Nous dirons de même que les Érysiphées ne forment pas un groupe de caractère aussi primitif que les Gymnoascées ou les Monascées ; dans ces conditions, on ne sera pas étonné que l'ascogone et le trophogone des Érysiphées diffèrent très sensiblement des gamétanges ancestraux, alors que ces mêmes organes chez les Gymnoascées en sont si voisins.

Il n'est pas facile de savoir exactement quelles sont les *causes* qui ont amené la transformation du thalle siphoné des Champignons inférieurs en un thalle cloisonné tel que celui des Ascomycètes.

Nous voyons bien que les Siphomycètes pour la plupart ne forment des cloisons qu'au moment de la fructification, et seulement pour délimiter leurs sporanges ou leurs gamétanges ; il en est pourtant qui, comme le *Mucor racemosus*, font exception à la règle et montrent des filaments cloisonnés en véritables articles.

Lorsqu'il s'agit de cellules arrondies, on a pu invoquer la nécessité d'un cloisonnement due à l'augmentation de volume ; Spencer a fait remarquer, en effet, que la surface

d'absorption d'une cellule sphérique ne croît que proportionnellement au carré du rayon, alors que la masse du protoplasma augmente proportionnellement au cube du même rayon. La nutrition se fait donc de plus en plus difficilement avec l'augmentation de volume jusqu'au moment où la cloison sépare les deux cellules-filles et les replace dans la condition primitive.

Mais cette cause ne saurait avoir qu'un effet limité dans des thalles qui sont constitués par des filaments cylindriques dont le diamètre varie peu au même point ; si ce diamètre était constant, les relations entre le volume du protoplasma et la surface absorbante ne se modifieraient en aucune façon, quels que soient l'allongement et la croissance (1).

Nous serions assez disposé à penser qu'en principe chaque énergide nouveau a une tendance à s'isoler des autres par une cloison ; si la chose n'a pas lieu chez beaucoup d'organismes inférieurs, c'est sans doute parce que la nutrition ne fournit pas une quantité de substances carbonées suffisante pour constituer ces cloisons.

Les Algues et d'une manière générale les Chorophytes, qui possèdent la nutrition holophytique, sont beaucoup plus favorisés que les Champignons : ils empruntent le carbone, à discrétion, à l'atmosphère ; aussi, presque partout, la division des noyaux est accompagnée d'une formation de cloison.

Les Mycètes n'ont pas cette ressource ; aussi les voit-on économiser leurs substances carbonées avec des thalles dépourvus totalement de cloisons.

Cependant, au niveau des Ascomycètes, les cloisons apparaissent pour devenir de plus en plus nombreuses, jusqu'au moment où chaque énergide aura sa loge indé-

(1) P.-A. Dangeard : *L'influence du mode de nutrition dans l'évolution de la plante* (Le Botaniste, 6e série).

pendante. Qu'est-ce à dire sinon que la nutrition saprophytique ou parasite s'est perfectionnée, qu'elle est devenue plus apte à utiliser le carbone des milieux nutritifs ? Ces milieux eux-mêmes sont sans doute devenus plus riches en carbone.

Nous pensons donc que le cloisonnement est en rapport avec la quantité de substances carbonées contenues dans le cytoplasme, ce qui correspond à une meilleure utilisation des milieux nutritifs, et aussi à la plus grande richesse de ceux-ci en ces mêmes substances.

On peut citer quelques faits à l'appui de cette manière de voir : les Érysiphées qui possèdent un seul noyau par article ont dans leur cytoplasme des corpuscules de « fibrosine » qui représentent probablement une variété de cellulose. Nous avons trouvé des corpuscules semblables chez l'*Endomyces decipiens* : ils servent probablement de réserve en vue du fractionnement des articles en oïdies.

Le *mode de formation* des cloisons n'a été vu que chez quelques espèces ; mais il semble être indépendant du nombre des noyaux et de leur division.

La cloison apparaît sous forme d'un épaississement annulaire interne dont l'ouverture diminue de plus en plus jusqu'à être réduite à une mince perforation. L'existence de cette perforation est assez générale ; nous l'avons rencontrée chez les Périsporiacées, les Discomycètes et les Pyrénomycètes ; mais elle est loin d'avoir toujours la même importance ; ordinairement, elle est d'autant plus visible qu'elle appartient à des articles plus gros ; c'est ainsi qu'elle est très nette dans les gros filaments des *Pyronema*, des *Sordaria*, des *Ascobolus* ; l'ascogone des *Ascobolus* est particulièrement favorable à l'examen de cette perforation, à cause des grandes dimensions des articles. Nous avons pu montrer chez l'*Ascodesmis nigricans* que les cytoplasmes communiquent *directement* d'une cellule à l'autre par cette ouverture. Il ne serait

même pas impossible que dans certains cas, et chez certaines espèces, un noyau puisse y passer ; mais nous considérons que si le fait se produit, ce ne peut être qu'à titre tout à fait exceptionnel.

Cette perforation se trouve parfois obturée par un bouchon gélatineux chromatique qui se trouve soit d'un seul côté, soit des deux : il remplit évidemment le rôle du cal dans les tubes criblés ; cette sorte de bouton obturateur se voit par exemple très facilement dans les diverses parties de l'appareil initial du périthèce chez le *Pyronema confluens*.

Assez fréquemment les deux faces de la cloison montrent de petites éminences ou de petites taches chromatiques ; cette disposition n'a pas reçu d'explication et elle semble d'ailleurs ne présenter aucune espèce d'importance.

L'*étude des noyaux* a été faite en détail pour chaque espèce étudiée.

Le diamètre varie entre 1 μ et 5 μ environ ; cette dernière dimension n'est guère dépassée que par le noyau double de copulation qui se trouve dans l'asque jeune.

La *structure* de ces noyaux répond partout au schéma ordinaire ; on y trouve une membrane nucléaire, un nucléole central ou excentrique, un hyaloplasme plus ou moins dense, plus ou moins chromatique. Lorsque les circonstances sont favorables, on aperçoit dans ce hyaloplasme des granulations chromatiques, ou un réseau, ou même des fibrilles.

La forme de ces noyaux est ordinairement sphérique ; elle est parfois plus ou moins allongée lorsque ces éléments se trouvent dans des filaments en voie de croissance rapide, comme le sont par exemple les conidiophores des *Aspergillus*.

Nous avons rencontré exceptionnellement des articles dépourvus de tout élément nucléaire dans l'*Endomyçes Magnusii*.

Le noyau des Ascomycètes ne diffère pas de celui des Siphomycètes : comme lui, il se divise par téléomitose.

Jusqu'ici, la téléomitose n'a jamais été décrite en détail que dans l'asque, au moment où le noyau double de copulation subit ses trois bipartitions successives.

Il faut croire que le sujet offre des difficultés très grandes, car les différents auteurs qui s'en sont occupés arrivent à des conclusions différentes.

Ainsi, Maire (1) et nous (2) avions pensé tout d'abord que le nombre normal des chromosomes chez les Ascomycètes est de quatre.

Mais si l'on s'en rapporte aux observations d'Harper (3) et de Guillermond (4), ce nombre serait d'ordinaire beaucoup plus élevé, et très variable selon les espèces ; il oscillerait au voisinage de 8, 10 ou de 12, et atteindrait parfois 16, comme dans la *Peziza rutilans*.

On ne saurait toutefois oublier que le noyau de l'asque est un noyau double de copulation et que les phénomènes de réduction chromatique qui, selon toute probabilité, se produisent dans l'asque, sont de nature à entrainer des erreurs dans l'estimation du nombre normal des chromosomes.

Supposons, par exemple, que les chromosomes des deux noyaux sexuels soient encore distincts à la première mitose et que la réduction chromatique n'intervienne qu'après cette division, on pourra facilement attribuer à une espèce

(1) Maire : *Recherches cytologiques sur le Galactinia succosa* (Comptes rendus, Acad. sc., 3 novembre 1903).

(2) P.-A. Dangeard : *Considérations sur la reproduction sexuelle des Champignons supérieurs* (Le Botaniste, IXe série, 1903).

(3) Harper : *Sexual Reproduction and the Organisation of the Nucleus in certain Mildews*, 1905, avec indication d'ouvrages antérieurs.

(4) Guillermond : *Recherches sur la Karyokinèse chez les Ascomycètes* (Revue générale de Botanique, t. XVI, 1904). — *Remarques sur la Karyokinèse des Ascomycètes* (Annales mycologici, 1905, v. III).

donnée un nombre de chromosomes double de celui qu'elle possède réellement ; des espèces marquées comme ayant 8 ou 10 chromosomes n'en possèdent en réalité que 4 ou 5 dans tout le développement.

La même erreur pourrait se produire avec des chromosomes bivalents dont les moitiés seraient incomplètement réunies.

Enfin, une numération faite au moment où les chromosomes de la plaque équatoriale se dédoublent est encore susceptible de tromper la bonne foi de l'observateur le plus consciencieux.

Nous n'avons pas eu le loisir de faire une étude approfondie des mitoses qui s'effectuent dans l'asque : nous avons dû nous borner à décrire ce que nous avons vu chez le *Pyronema confluens* et l'*Ascobolus furpuraceus.*

Nous devons dire que l'examen de ces mitoses ne nous a pas permis de savoir si réellement la première division est, comme l'a indiqué Maire (1), une mitose hétérotypique, alors que la seconde serait homotypique et la troisième typique ; nous avons simplement constaté qu'une certaine indétermination existait à la première division, alors que, dans les deux autres, nous comptions très nettement quatre chromosomes.

Il est possible que l'indétermination que nous avons constatée à la première division tienne à ce que les chromosomes ne sont pas encore tous réunis par couples en chromosomes bivalents.

Nous n'avons observé aucune différence entre la seconde et la troisième mitose ; mais cela tient peut-être uniquement à la petitesse des noyaux : on ne saurait avoir l'espoir de résoudre définitivement la question de la réduction chromatique autrement qu'en employant des espèces

(1) Maire : *Recherches cytologiques sur quelques Ascomycètes* (Annales mycologici, avril 1905).

telles que la *Peziza rutilans*, le *Galactinia succosa*, etc., qui possèdent de gros chromosomes.

D'après Maire et Guillermond, le centrosome est d'origine nucléaire ; Harper, à la suite de ses récentes recherches sur le *Phyllactinia*, abandonne l'expression de centrosome et lui substitue celle de corps central, « central body » ; il le représente comme une sorte de disque tapissant intérieurement la membrane nucléaire ; il aurait une existence permanente et servirait de point d'attache aux chromosomes qui eux-mêmes conserveraient leur individualité à travers les stades de repos.

Nous n'osons pas aller si loin : la question de l'individualité des chromosomes au stade de repos est difficile à trancher ; théoriquement, elle est vraisemblable ; en pratique, la démonstration est difficile à donner. Il en est autrement de la permanence du centrosome chez certaines espèces : ainsi, chez l'*Erysiphe Martii*, le noyau, à l'état de repos, présentenormalement un petit nodule chromatique situé sur la membrane nucléaire ; il est placé à l'opposé du nucléole. Cette structure est analogue à celle qu'Harper a rencontrée de son côté chez le *Phyllactinia corylea* ; mais on ne saurait généraliser et étendre ces résultats aux autres espèces sans plus ample informé.

Nous croyons ces réserves d'autant plus nécessaires que les phénomènes observés par nous chez le *Pyronema confluens*, à propos du centrosome, semblent indiquer des variations assez grandes dans la structure et la position de cet organe. Nous avons vu que, dans cette espèce, le centrosome est situé en dehors du noyau ; il présente au centre un nodule qui se colore en rouge et il est entouré d'une sphère de cytoplasme qui se colore en bleu. On pourra objecter que nous avons été victime d'apparences trompeuses dues à une mauvaise fixation ; cependant la structure de ce corpuscule, la coloration qu'il prend sous l'influence des réactifs, la position qu'il occupe, le rôle

qu'il joue au moment de la formation des ascospores, tout cela semble bien indiquer un véritable centrosome accompagné de son kinoplasme.

Il reste donc une foule de choses à éclaircir à propos de ces mitoses de l'asque, même sur des points qui paraissaient complètement élucidés.

On aurait grand tort, par exemple, d'accorder la moindre confiance aux considérations théoriques formulées par Harper au sujet de la manière d'être des chromosomes dans le développement des Ascomycètes (1) ; toutes reposent sur le fait qu'il y aurait deux fusions nucléaires successives dans le cycle d'un Ascomycète ; or nous savons que les Ascomycètes se comportent comme tous les autres êtres et ne possèdent qu'une seule fusion de noyaux.

Le progrès de nos connaissances ici comme là tend à faire disparaitre les exceptions et à faire rentrer les phénomènes dans des lois générales.

B

Tandis que le thalle dans sa morphologie et dans sa structure semble avoir été plus particulièrement sous la dépendance de la nutrition, l'appareil reproducteur a évolué en s'adaptant à un changement de milieu, à un passage de la vie aquatique à la vie aérienne.

Dans la formule :

Sporophyte, Sporanges, Gamétophyte, Gamétanges, Œuf, Sporogone.

Il y a eu *disparition complète* des sporanges en passant des ancêtres siphomycètes, qui vivaient dans l'eau, aux Ascomycètes, qui se développent dans l'air.

La reproduction ordinaire par spores endogènes à l'in-

(1) Harper : *loc. cit.*, p. 81-83.

térieur de sporanges, a été ordinairement remplacée par une production de spores exogènes à la surface de conidiophores.

On distingue deux sortes principales de spores qui sont réunies entre elles par de nombreux intermédiaires : les *oïdies* et les *conidies*.

Les *oïdies* sont de simples articles du thalle qui se dissocient et deviennent libres ; elles sont terminales ou intercalaires ; si elles accumulent des réserves dans leur cytoplasme et si elles s'entourent d'une épaisse membrane, elles deviennent des *chlamydospores*.

Lorsqu'elles appartiennent à un thalle dont les articles renferment de nombreux éléments nucléaires, ces oïdies sont naturellement plurinucléées comme dans le *Dipodascus*, l'*Endomyces Magnusii*, les *Monascus*, etc. ; on peut les comparer assez justement à des sporanges qui au lieu de fournir des zoospores germeraient directement en un filament mycélien. Il s'est produit quelque chose de tout à fait analogue chez les Péronosporées et chez les Mucorinées ; les sporanges terminaux ou intercalaires des *Pythium* et des *Peronospora* peuvent germer directement en un filament mycélien ; ce sont des « oïdies » ; la transformation des sporanges est encore plus complète chez les Syncéphalidées, puisque dans ce dernier groupe la sporulation a complètement disparu.

La difficulté d'interprétation devient très grande, lorsque le thalle se cloisonne en articles à un seul noyau comme chez l'*Endomyces Magnusii ;* les articles qui se dissocient n'ont qu'un énergide ; si on veut continuer à les assimiler à des sporanges, ce sont des sporanges monospores : comme, d'un autre côté, tous les articles d'un thalle sont susceptibles de s'isoler, il faut nécessairement arriver à la notion que tout énergide d'un thalle a la valeur d'une spore et peut en tenir lieu.

L'exemple des Levures montre bien comment la nature

se joue de nos classifications trop étroites : ici chaque article du thalle peut s'isoler : par là, il ressemble aux oïdies ; mais ces cellules n'ont qu'un noyau : ce seraient des oïdies monospores ; enfin, elles se forment par un bourgeonnement d'une cellule-mère dont le noyau se divise, tout comme dans la formation des conidies ordinaires.

Il faut donc admettre que nous avons tous les passages entre les « oïdies » et les « conidies » ; en particulier, chez les Levures, une cellule-mère qui a bourgeonné à sa surface un plus ou moins grand nombre de cellules-filles, ressemble tout à fait à un conidiophore supportant des conidies.

Le remplacement des sporanges ordinaires avec *spores endogènes* a eu lieu chez les Ascomycètes par deux procédés différents : 1° des articles ayant la *valeur de sporanges* se sont dissociés sans former de spores : ce sont les oïdies ; ces dernières en devenant monospores sont arrivées à se confondre avec des conidies ordinaires ou de simples cellules végétatives ; c'est ce que nous venons de constater.

2° Des articles ayant la *valeur de sporanges* ont bourgeonné leurs spores à l'extérieur ; il y a eu migration des énergides à la surface des renflements : nous avons eu des conidiophores et des conidies.

Cette dernière transformation a eu beaucoup plus d'importance que la précédente, et elle est aussi beaucoup plus répandue.

Nous avons étudié un certain nombre de types parmi lesquels il faut citer plus particulièrement celui des *Penicillium*, des *Aspergillus*, des *Sterigmatocystis* et des *Eurotium ;* ces divers modes de formation des conidies se relient les uns aux autres ; dans certaines conditions même, ils arrivent presque à se confondre.

Le point de départ dans cette formation de spores

exogènes est le suivant : un filament se renfle à son extrémité comme s'il s'agissait de former un sporange ; ce renflement se couvre de bourgeons qui restent en communication avec l'intérieur par un petit canal ; chaque bourgeon reçoit un noyau qui traverse le canal en s'étirant et reprend ensuite sa forme ordinaire ; tous ces bourgeons qui ont ainsi reçu du renflement leur cytoplasme et leur noyau sont des conidies.

On doit évidemment interpréter ce résultat comme une migration des spores à l'extérieur du sporange ; les spores endogènes sont devenues exogènes.

Il existe deux façons d'interpréter la signification du pore qui fait communiquer chaque bourgeon avec le renflement : quand une zoospore de Chytridiacée traverse la membrane d'une algue, elle perfore cette membrane d'un petit canal qu'elle traverse ensuite en s'étirant. On pourrait donc admettre que les spores du renflement agissent aussi à la façon d'un parasite et perforent la paroi, afin de pouvoir effectuer leur sortie ; cette explication serait même assez naturelle. Il en existe une autre qui peut également se soutenir. On sait que chez les Ascomycètes, les cloisons sont traversées par un pore central qui met en communication directe les articles contigus ; le canal de communication qui réunit chaque bourgeon au renflement pourrait bien représenter simplement le pore qui, dans le thalle, réunit deux cellules voisines. La première hypothèse s'accorde mieux avec l'idée d'une migration des spores ; la seconde semble plus conforme aux faits dans leur ensemble ; peut-être arrivera-t-on à les concilier.

Le type que nous venons de décrire se rencontre dans les *Œdocephalum ;* nous avons eu l'occasion d'étudier une espèce très commune sur le crottin, l'*Œdocephalum fimetarium ;* elle renferme de nombreux noyaux dans ses articles et dans les renflements terminaux ; ces renfle-

ments se couvrent de spores à un seul noyau. Ces sortes de conidiophores semblent appartenir à des espèces de Pézizes (1). Dans nos préparations, ces conidiophores étaient en relation avec un thalle qui montrait çà et là des articles renflés vésiculeux, souvent disposés en chaînettes, unis parfois d'un filament à l'autre par une anastomose ; la fructification ascosporée ne s'est pas montrée dans les cultures.

Du type des *Œdocephalum*, on passe directement à celui des *Aspergillus :* dans ce dernier genre, les bourgeons qui recouvrent le renflement ne deviennent pas directement les spores ; ce sont des cellules-mères à l'intérieur desquelles le noyau se divise continuellement ; chaque division nucléaire est accompagnée d'un bourgeonnement de la cellule-mère : un des noyaux s'engage dans le bourgeon qui devient une conidie ; le second continue à se diviser. Chaque cellule-mère produit ainsi un plus ou moins grand nombre de conidies qui restent assez fréquemment unies en chaînettes.

Le type des *Eurotium* diffère du précédent en ce que les cellules-mères renferment plusieurs noyaux ; il en est de même des conidies.

Dans les *Sterigmatocystis*, les bourgeons qui recouvrent le renflement n'ont qu'un noyau ; sur ces bourgeons naissent *successivement* des rameaux au nombre de quatre à huit ; le noyau du bourgeon se divise et fournit un noyau à chaque rameau : chacun de ces rameaux forme des conidies exactement de la même façon que la cellule-mère des *Aspergillus ;* ces rameaux, au lieu de former des conidies, se prolongent parfois en simples filaments mycéliens, comme dans le *St. ochracea*.

Le conidiophore des *Penicillium* pourrait être comparé

(1) Vuillemin : *Sur le polymorphisme des Pezizes* (Assoc. fr. p. l'avancement des sciences, Nancy, 1886). Consulter aussi : *Die Naturl. Pflanzenfamilien*, I Th., 1 Abth., p. '83.

à celui d'un *Sterigmatocystis* dépourvu de renflement basilaire ; les divers rameaux se développent successivement et ceux qui occupent le sommet produisent des chaînettes de conidies à la façon des *Aspergillus;* toutes les cellules de la partie ramifiée du conidiophore ne possèdent qu'un noyau ; ce noyau se divise quand il y a formation d'un nouveau rameau.

Nous avons insisté sur les modifications qui peuvent se produire dans la forme de ces divers conidiophores et qui font ressembler parfois celui des *Aspergillus* à un *Penicillium ;* le *Penicillium* de la Levure nous a montré de son côté un retour vers la forme ancestrale, affectant en certains cas l'aspect d'un *Aspergillus* ou d'un *Sterigmatocystis.* On constate ainsi que *les conidiophores très ramifiés se rattachent cependant par leurs origines au sporange primitif.*

Il nous a été donné, dans ces dernières années, d'étudier histologiquement des conidiophores appartenant à de nombreuses Mucédinées ; nous en ferons peut-être quelque jour l'objet d'un travail spécial.

De même, en étudiant les Sordariées, nous avons rencontré des pycnides dont nous avons suivi le développement. La reproduction asexuelle des Ascomycètes nous intéressait surtout par les renseignements qu'elle pouvait nous fournir dans l'étude des gametophores ; or, nous avons choisi de préférence les Pénicilliées et les Aspergillées parce que les comparaisons entre conidiophores et gamétophores sont frappantes dans ces familles.

De plus, la formation des conidies ayant lieu par bourgeonnement, il est facile de rattacher la plupart des conidiophores au type des Pénicilliées ; nous citerons seulement les *Stachybotrys*, les *Hypocrea delicatula*, *alutacea*, etc. ; *la cellule-mère, dans ces divers exemples, ne possède qu'un noyau, comme les autres articles du thalle d'ail-*

leurs ; elle divise son noyau à chaque bourgeonnement de conidies.

Le *Fumago salicina* nous a montré une déviation de ce type : plusieurs bourgeons se forment à la fois ; aussi *la cellule-mère qui normalement ne devrait contenir qu'un noyau, en renferme-t-elle un nombre variable.*

Une autre modification se rencontre parfois avec des espèces dont les articles renferment de nombreux noyaux ; ainsi, dans l'*Hypomyces rosellus*, *plusieurs noyaux passent dans la conidie et même, plus tard, celle-ci se divise en plusieurs compartiments par des cloisons* ; chaque loge contient un nombre variable de noyaux.

La distinction entre ces conidies plurinucléées et les oïdies du *Monascus* par exemple, devient en quelque sorte impossible.

D'un autre côté, lorsque les conidies peuvent bourgeonner sur tous les articles du thalle, comme chez les *Fumago* et le *Dematium pullulans*, nous touchons presque au cas des Levures chez lesquelles la *formation de conidies se confond avec le simple développement végétatif.*

Nous n'indiquons ici que pour mémoire la question des spores endogènes qui s'est posée à propos des Levures et de quelques Pyrénomycètes. En ce qui concerne les *Fumago* et les *Dematium*, nous ne voyons là qu'un simple accident, une sorte de tendance ancestrale qui se réveille, mais toujours d'une manière incomplète.

Il est incontestable d'autre part que les asques des Levures sont des sporogones et non des sporanges ; on peut se demander si des formations analogues peuvent coexister avec des périthèces dans une même espèce. Cela nous paraît fort douteux.

Si nous étions appelé à donner une conclusion ferme, nous dirions qu'*aucun Ascomycète vrai ne possède de sporanges ; tous les genres qui produisent des sporanges asexuels, donnant naissance à des spores immobiles*, sont

des *Hemiasci* au sens précis que nous avons donné à ce groupement (1).

C

Si dans la formule de l'ancêtre ascomycète, les sporanges ont été remplacés par des conidiophores de formes très variées, nous devons nous demander ce que sont devenus les gamétanges.

Personne ne conteste plus qu'un gamétange est l'équivalent d'un sporange et qu'un gamète représente une spore affaiblie.

Or, chez les Ascomycètes, nous avons vu le sporange se ramifier en conidiophore et donner naissance à des conidies ; serait-il plus étonnant de voir le gamétange se ramifier en gamétophore avant de fournir les gamètes qui sont l'équivalent des conidies? Évidemment non, et c'est là tout le secret de la reproduction sexuelle des Diplogamétées.

Mais il existe d'autres Ascomycètes, et nous devons saisir également le sens de leur évolution.

Tout d'abord, à la base, nous trouvons des Gamétangiées représentées par les genres *Dipodascus* et *Eremascus* ; ici les gamétanges sont encore fonctionnels, exactement comme chez les *Albugo* ; mais l'œuf germe immédiatement en un sporogone qui est l'asque.

A partir de ces genres, l'évolution suit deux directions différentes.

Dans la première qui dérive de l'*Eremascus*, *les gamétanges réduisent leurs gamètes jusqu'à l'unité* ; ils deviennent monospores et à cet état ne se *distinguent plus du gamète lui-même*.

La fécondation a donc lieu entre deux sporanges

(1) P.-A. Dangeard : *Les ancêtres des Champignons supérieurs* (Le Botaniste, 9e série, p. 255).

monospores ou plutôt entre deux gamètes : nous avons vu que les choses se passent de cette façon chez les Choristogamétées comprenant les Endomycétées et les Saccharomycétées.

Lorsque ces gamètes immobiles sont fixés sur le thalle, la fécondation ne se produit que si les gamètes se touchent : la difficulté de la mise en communication explique les nombreux cas de parthénogénèse qui se rencontrent dans les Endomycétées.

La fréquence de la parthénogénèse s'explique encore mieux pour les Saccharomycétées, car dans cette famille les gamètes sont souvent dissociés et, de plus, ils se trouvent dans un milieu nutritif très riche, ce qui favorise et au besoin provoque, comme nous le savons, les phénomènes de parthénogénèse.

En résumé, la modification qui s'est produite pour les gamétanges des Choristogamétées rappelle celle que nous avons signalée dans ce même groupe pour les sporanges : les « oïdies » ont eu d'abord la valeur de sporanges, et lorsqu'elles sont devenues monospores, elles sont arrivées à se confondre avec la conidie elle-même.

Dans la seconde direction de l'évolution, de beaucoup la plus importante, les gamètes *ont émigré des gamétanges, exactement comme les conidies émigraient des sporanges.*

Nous devons cependant signaler une légère différence ; tandis que les sporanges qui se ramifiaient en conidiophores perdaient rapidement leurs formes primitives, les gamétanges qui ont fourni les gamétophores ont laissé fort longtemps des vestiges.

L'existence de ces vestiges, dont nous avons retracé l'histoire dans ce mémoire, a eu des conséquences bien curieuses.

Un certain nombre d'auteurs *ont confondu ces vestiges avec des organes fonctionnels* ils se sont obstinés à vouloir retrouver à ce stade une fécondation qui avait été

reportée plus loin ; nous avons eu beaucoup de peine à réfuter cette erreur, car il nous a fallu reprendre en détail tous les exemples qui avaient été étudiés par ces auteurs ; nous avons dû également porter notre examen sur un grand nombre d'autres espèces, afin de parer à l'avance à toute tentative nouvelle.

Mais ce long effort — si l'on fait abstraction de ce qui touche à nos convenances personnelles quelque peu sacrifiées — n'aura pas été stérile.

La fécondation des Champignons supérieurs, au moment de sa découverte, il y a quatorze ans, se présentait dans des conditions quelque peu anormales, et ceci explique en partie le fait qu'on en ait si peu tenu compte alors qu'il s'agissait cependant d'un phénomène qui marquera nécessairement une date dans l'histoire de la science.

Cette découverte venait en réalité trop tôt : nous ne connaissions pas encore suffisamment à ce moment les caractères vrais et la signification de la reproduction sexuelle.

Il paraissait plus intéressant de discuter sur le rôle des centrosomes dans la fécondation ou de chercher la raison de la copulation des noyaux dans une structure incomplète produite par la réduction chromatique (1).

Nous avons dû élaborer peu à peu une nouvelle conception de la sexualité, tenant compte tout à la fois de son origine, de son évolution et de ses résultats : nous avons précisé récemment quelques points nouveaux se rattachant à l'influence de la sexualité sur le cycle du développement (2).

(1) Consulter en particulier Wilson : *The Cell in Development and Inheritance*, 1re édition, et tous les Traités classiques.

(2) P.-A. Dangeard : *L'évolution de la sexualité générale ; son importance dans le cycle du développement des végétaux et des animaux* (La Revue des Idées, 15 janvier 1907).

Actuellement, la fécondation chez les Ascomycètes se présente simplement comme un cas particulier dont on peut suivre la filiation complète en remontant jusqu'aux sources qui se trouvent chez les Champignons inférieurs.

Il est prouvé que l'ascogone et le trophogone *représentent bien, et d'une façon indiscutable, les vestiges des anciens gamétanges.*

Nous avons décrit les relations exactes de ces organes et leur manière d'être dans un grand nombre d'espèces et de genres appartenant à tous les groupes.

Il résulte de cet examen scrupuleux *qu'en aucun cas ces organes ne sont fonctionnels : la fécondation ne se produit jamais entre un ascogone et un trophogone.*

Nous avons assisté à la disparition complète du trophogone, au fur et à mesure que nous avancions dans la série évolutive : l'ascogone, de son côté, subissait des modifications de forme et de structure qui altéraient de plus en plus ses caractères ancestraux.

Les hyphes ascogènes développées sur l'ascogone rappellent tout à fait la ramification du conidiophore sur les renflements des Aspergillées ; l'ensemble de ces hyphes ascogènes constitue un gamétophore, organe équivalent du conidiophore : les diplogamètes doivent être comparés nécessairement à des conidies, de même que les gamètes d'un gametange représentent les spores endogènes d'un sporange.

Que l'on veuille bien suivre maintenant dans ce mémoire le développement des *Diplogamétées*, on verra s'épanouir une foule de rameaux dont on saisira les relations et les affinités.

La formation des diplogamètes suivant la disposition en série ou suivant le mode en crochet permettra peut-être de distinguer, parmi les Diplogamétées, le groupe des *Rectascées* et celui des *Curvascées*.

Sans doute, on trouvera dans ce livre beaucoup de

lacunes et sans doute aussi un grand nombre d'inexactitudes ; ceux qui nous succéderont feront disparaître les unes et les autres.

Dès maintenant cependant le schéma du développement d'un Ascomycète à diplogamètes se présente d'une façon fort simple.

1° Reproduction asexuelle. — Thalle ayant des conidiophores libres ou inclus dans des conceptacles; *relations certaines des conidiophores avec les sporanges ancestraux des Siphomycètes.*

2° Reproduction sexuelle. — Thalle portant des gamétophores à diplogamètes inclus dans des périthèces : *relations certaines des gamétophores avec les gamétanges ancestraux des Siphomycètes* ; formation de l'œuf par les diplogamètes ; germination de l'œuf en un asque.

Le périthèce se forme au moyen de deux ou trois filaments recouvrants qui partent ordinairement de la base de l'ascogone et se ramifient en plusieurs assises autour du gamétophore : la nutrition des asques est assurée par les assises transitoires ou les paraphyses.

Nous sommes loin, en ce moment, d'avoir des renseignements aussi précis et aussi complets sur les Basidiomycètes, chez lesquels la reproduction sexuelle possède les mêmes caractères généraux. Cela tient à la disparition probablement complète des vestiges des sporanges ancestraux, au développement inusité des gamétophores, à la difficulté d'obtenir de jeunes carpophores et de les étudier ; malgré ces lacunes, on peut cependant affirmer que les deux groupes ont suivi une évolution parallèle et qu'ils ont une commune origine.

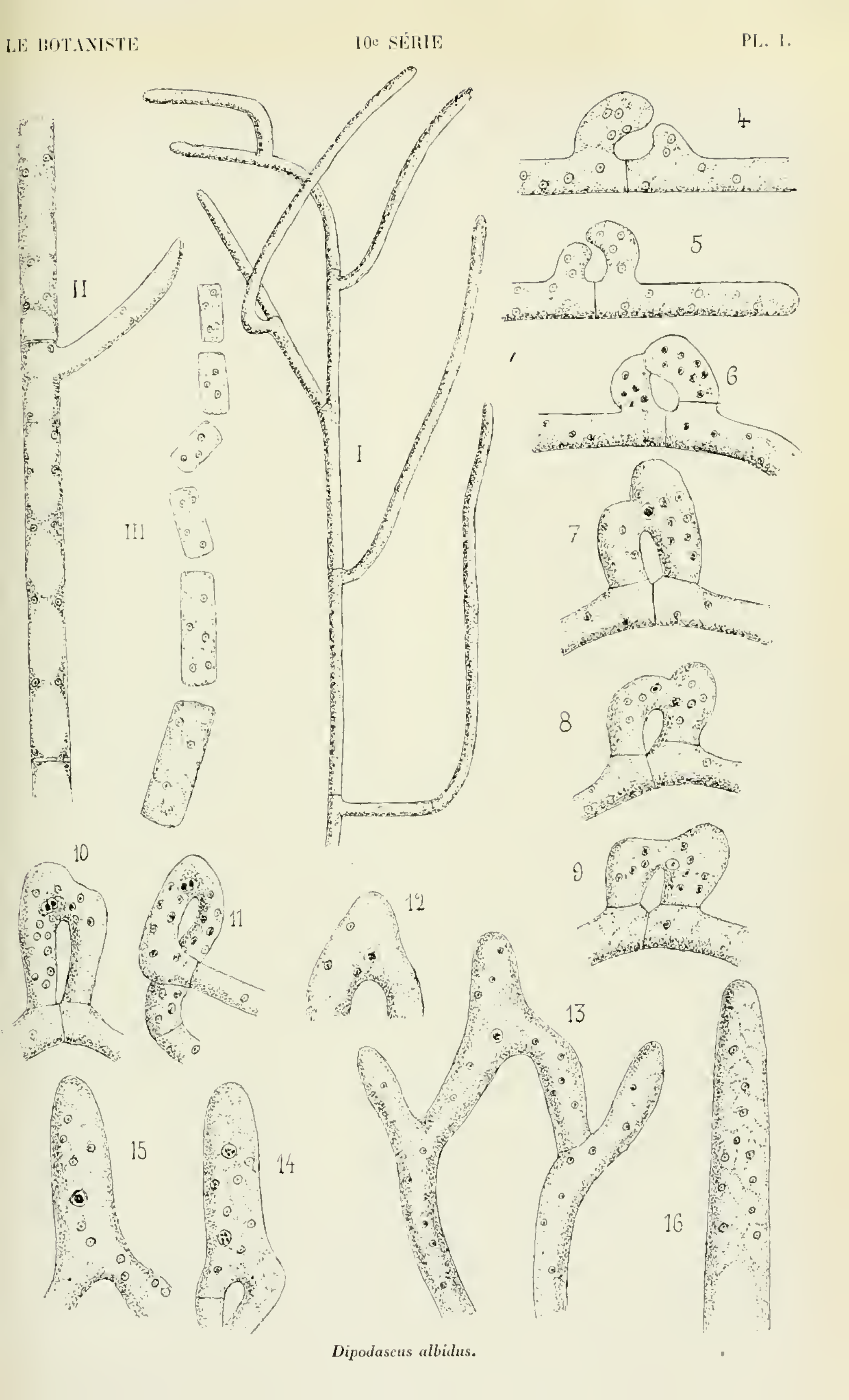
EXPLICATION DES PLANCHES

Nota. Toutes les figures représentant des détails histologiques ont été dessinées à la chambre claire à l'aide d'un apochromatique Zeiss : grossis. 850-900.

PLANCHE I

Dipodascus albidus Lagerh.

Fig. 1. — Portion du thalle.
Fig. 2. — Structure des articles.
Fig. 3. — Séparation des oïdies.
Fig. 4-6. — Mise en contact des deux gamétanges.
Fig. 7-12. — Divers stades au moment où se forme le noyau double de copulation.
Fig. 13-15. — Début de la formation de l'asque.
Fig. 16. — Portion d'asque avec nombreux noyaux.



Dipodascus albidus.

PLANCHE II

Dipodascus albidus Lagerh.

Fig. 1. — Noyau double de copulation et noyaux inutilisés de gamètes.

Fig. 2. — Le noyau double s'est divisé.

Fig. 3. — Troisième bipartition du noyau double au stade de l'anaphase.

Fig. 4. — Nombreux noyaux dans un cytoplasme à larges mailles.

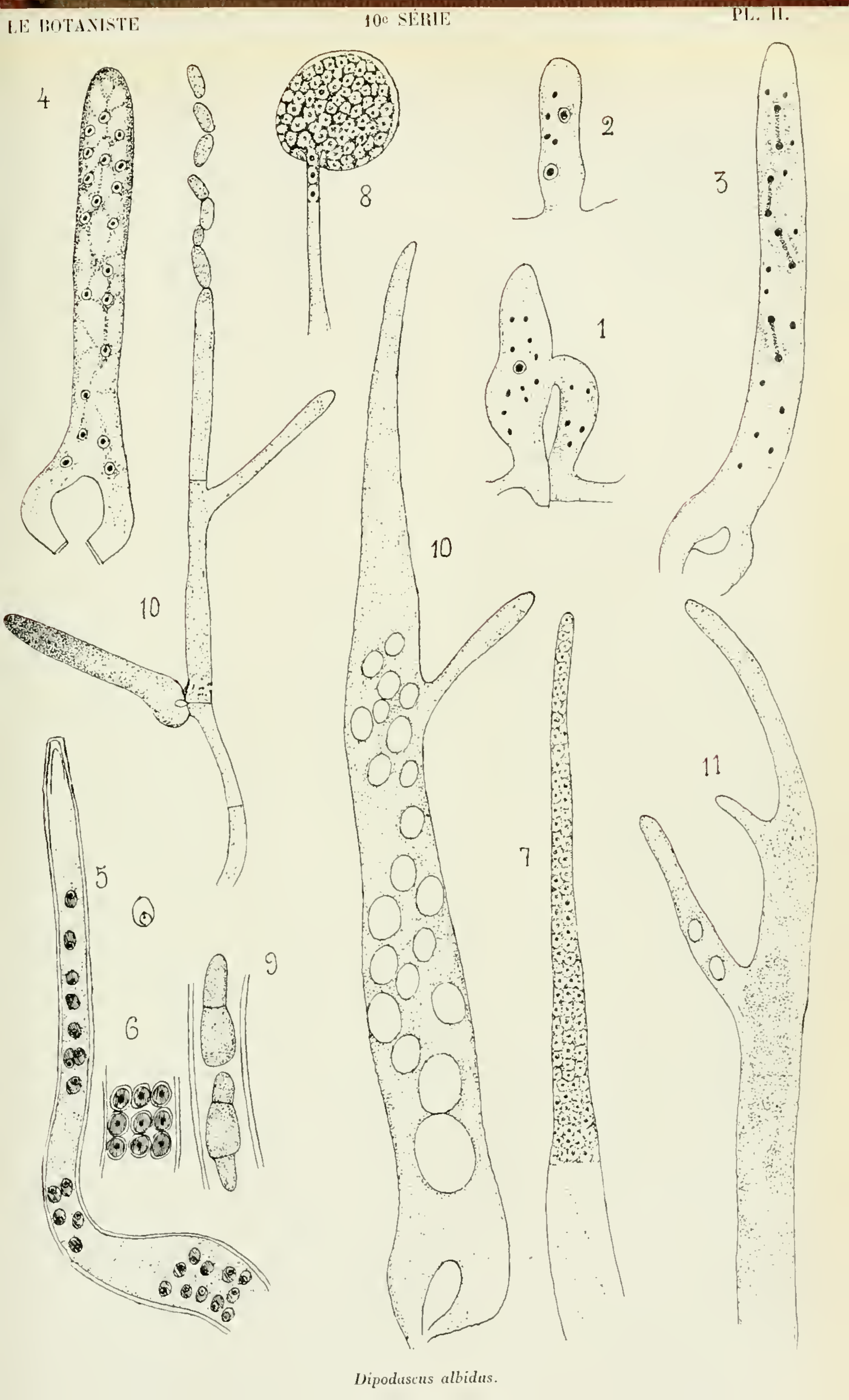
Fig. 5. — Le début de la sporulation.

Fig. 6. — Spores mûres avec leur membrane.

Fig. 7-8. — Sortie en masse des spores. D'après Lagerheim.

Fig. 9. — Spores ayant augmenté de volume et germant à l'intérieur d'un asque. D'après Lagerheim.

Fig. 10-11. — Ramification anormale de deux asques.



Dipodascus albidus.

PLANCHE III

Endomyces Magnusii Ludw.

Fig. 1. — Schéma du développement du thalle à l'intérieur du milieu nutritif.

Fig. 2. — Mode de ramification.

Fig. 3. — Nombreux noyaux par articles.

Fig. 4. — Dissociation des articles.

Fig. 5-6. — Oïdies isolées : leur structure.

Fig. 8-9. — Chlamydospores.

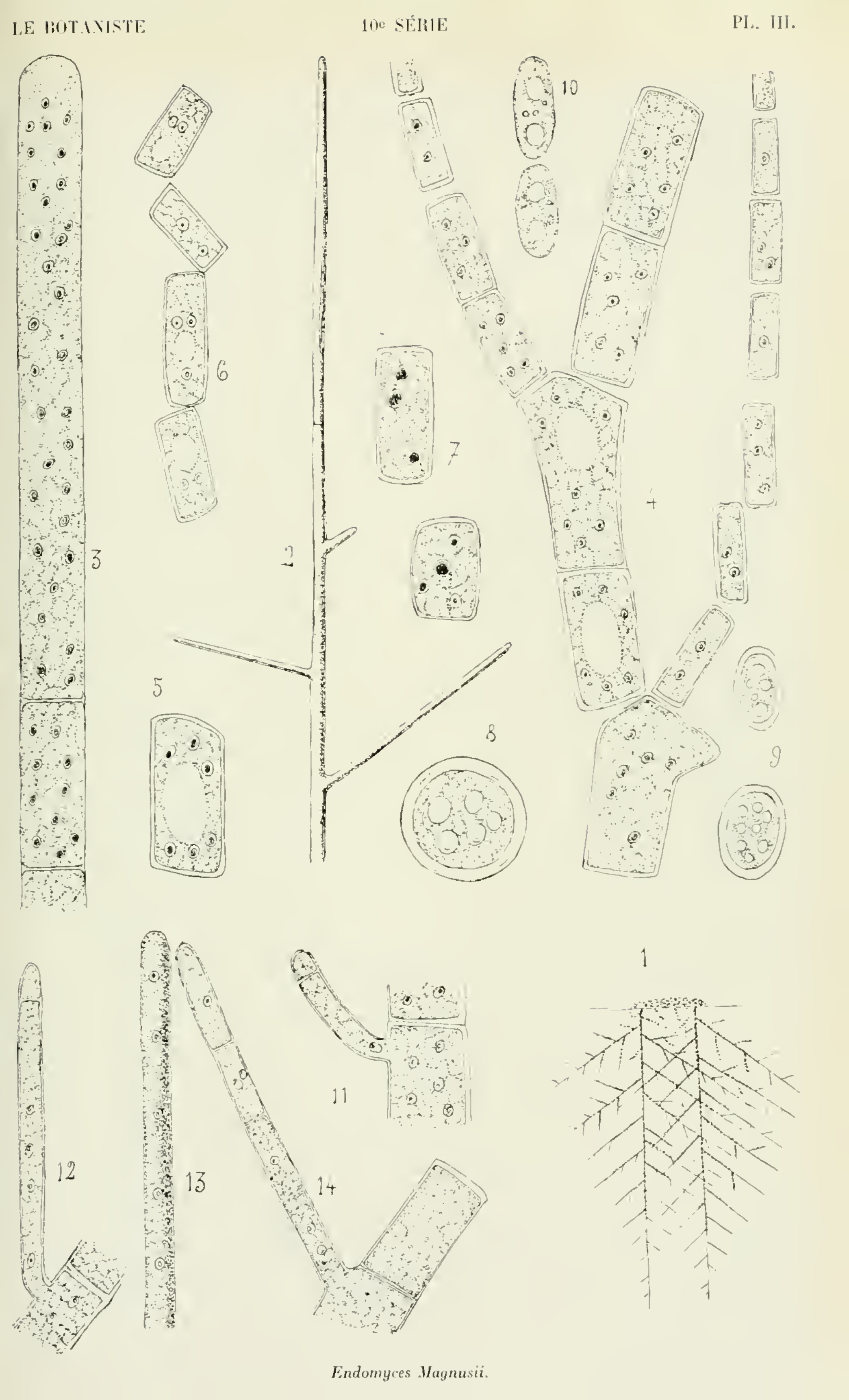
Fig. 7. — Corpuscules en forme d'anneau réfringent.

Fig. 10. — Oïdies à contour elliptique.

Fig. 11-12. — Cellules terminales dépourvues de noyau.

Fig. 13. — Rameau avec noyaux disposés en file.

Fig. 14. — Cellules d'un rameau avec un ou deux noyaux.



Endomyces Magnusii.

PLANCHE IV

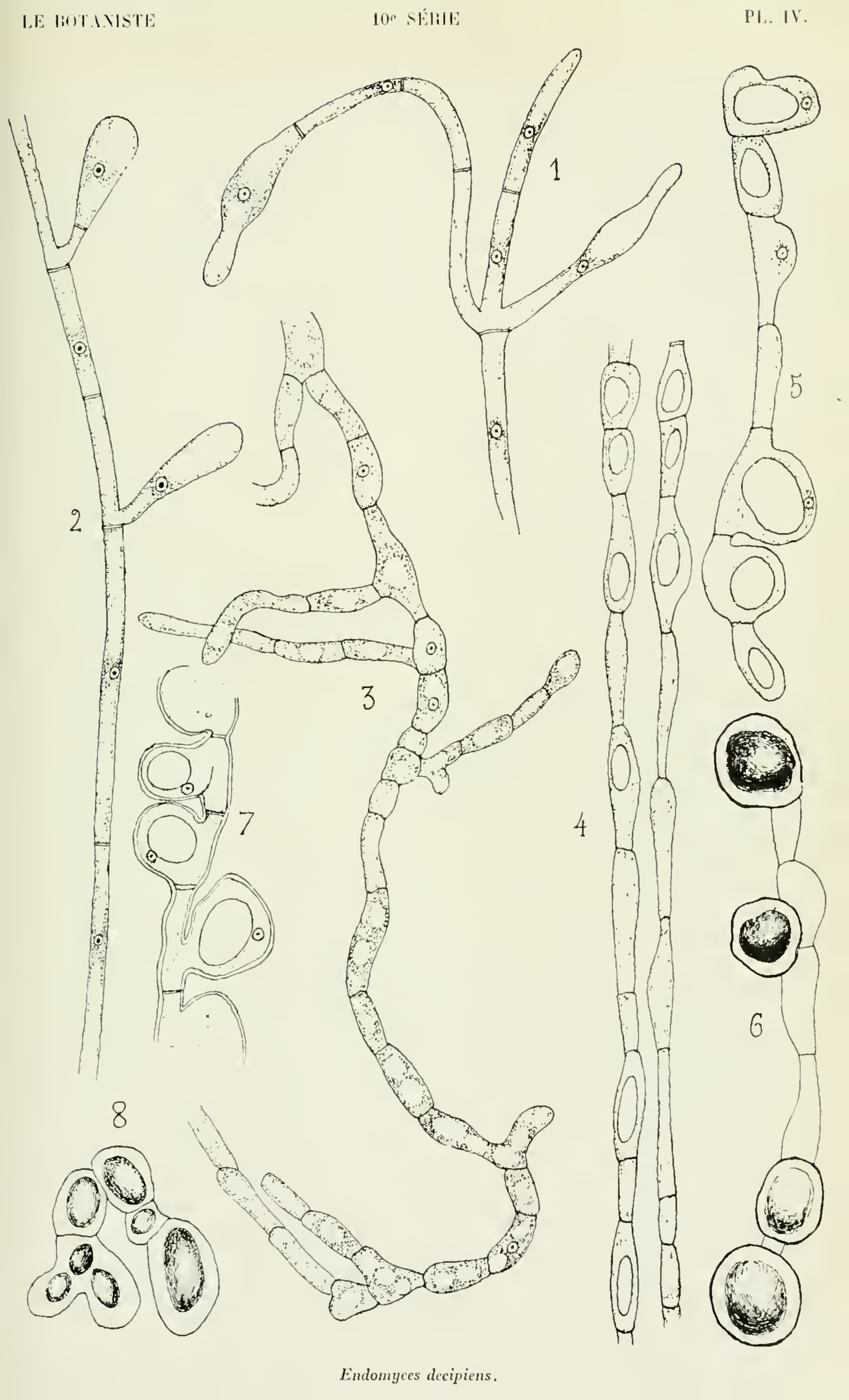
Endomyces decipiens Tulasne (Rees).

Fig. 1-2. — Début de la formation des chlamydospores sur un thalle à cellules uninucléées.

Fig. 3. — Portion de thalle qui va se fragmenter en oïdies.

Fig. 4. — Autre aspect.

Fig. 5-8. — Oïdies transformées en chlamydospores renfermant un gros globule oléagineux.



Endomyces decipiens.

PLANCHE V

Hypomyces ochraceus Pers.

Fig. 1-4. — Structure du thalle et formation des chlamydospores ; ces chlamydospores sont isolées ou en chaînettes de deux, trois ou quatre.

La structure est la même dans l'appareil conidien.

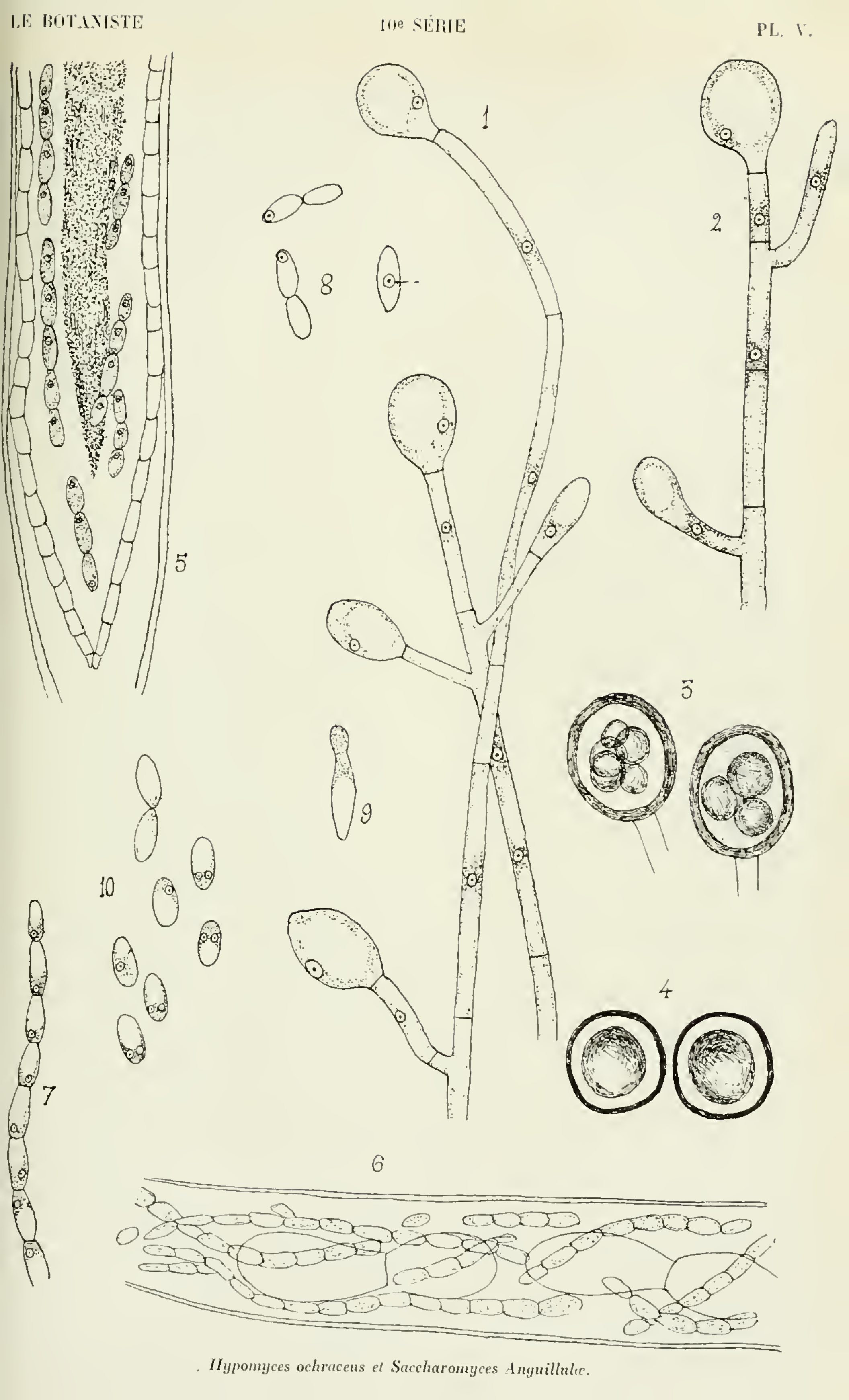
Saccharomyces Anguillulæ sp. nov.

Fig. 5. — Filaments caténiformes à l'intérieur d'une Anguillule.

Fig. 6. — Les mêmes filaments en compagnie du *Myzocytium vermicolum*.

Fig. 7. — Un filament isolé.

Fig. 8-10. – Cellules dissociées se multipliant par bourgeonnement.



Hypomyces ochraceus et Saccharomyces Anguillulæ.

PLANCHE VI

Ctenomyces serratus Eidam.

Fig. 1-2. — Formation libre des conidies.

Fig. 3. — Jeune périthèce : au centre, les cellules vides de l'ascogone supportent des rameaux enroulés en spirale à leur extrémité ; à la périphérie, les filaments recouvrants s'entre-croisent pour former l'enveloppe.

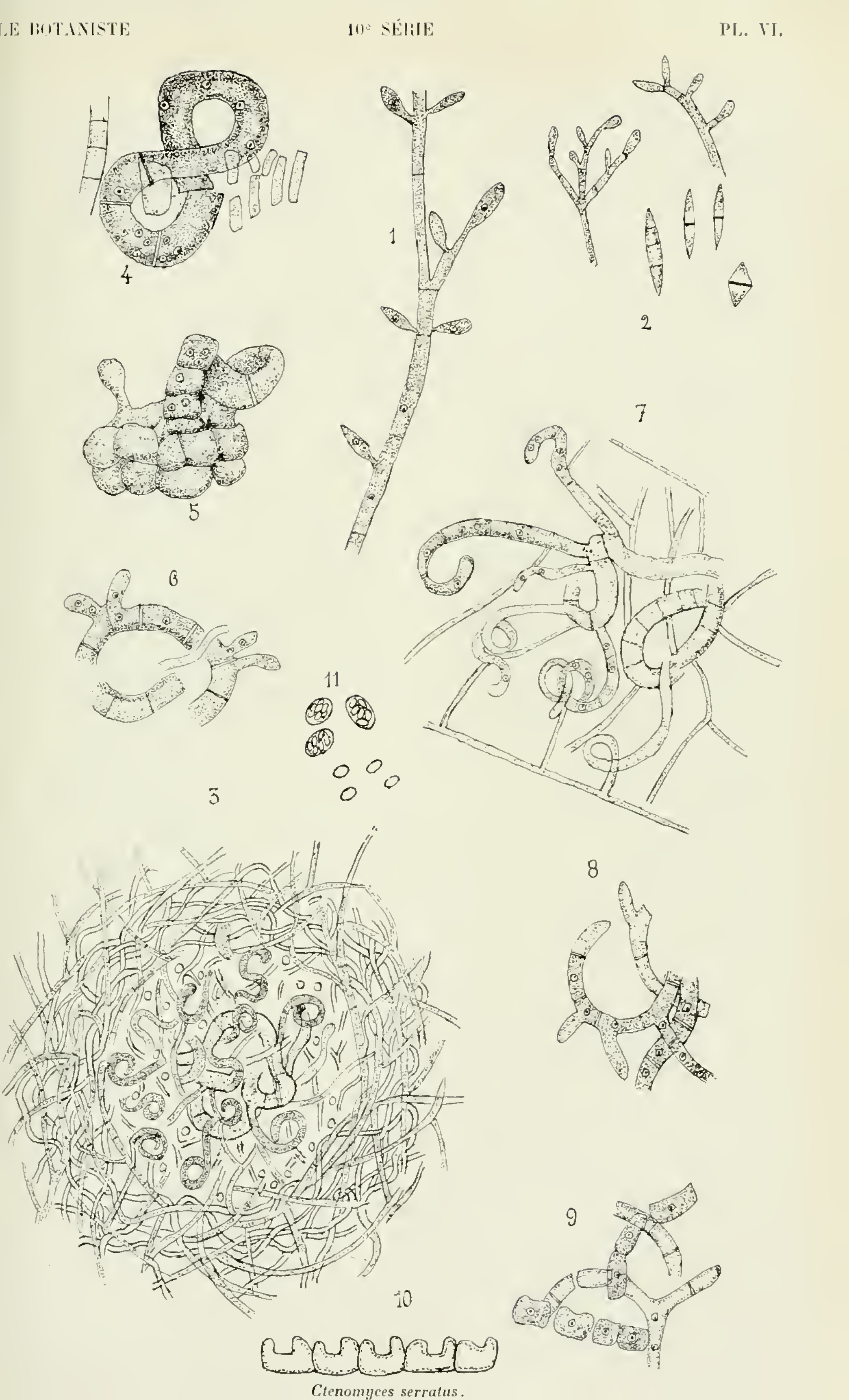
Fig. 4-5. — Ascogone ; premier et second cloisonnement.

Fig. 6-7. — Bourgeonnement de rameaux à cellules binucléées par l'ascogone.

Fig. 8-9. — Mode de ramification et structure des filaments recouvrants.

Fig. 10. — Aspect denté définitif.

Fig. 11. — Asques et spores.



Ctenomyces serratus.

PLANCHE VII

Ctenomyces serratus Eidam.

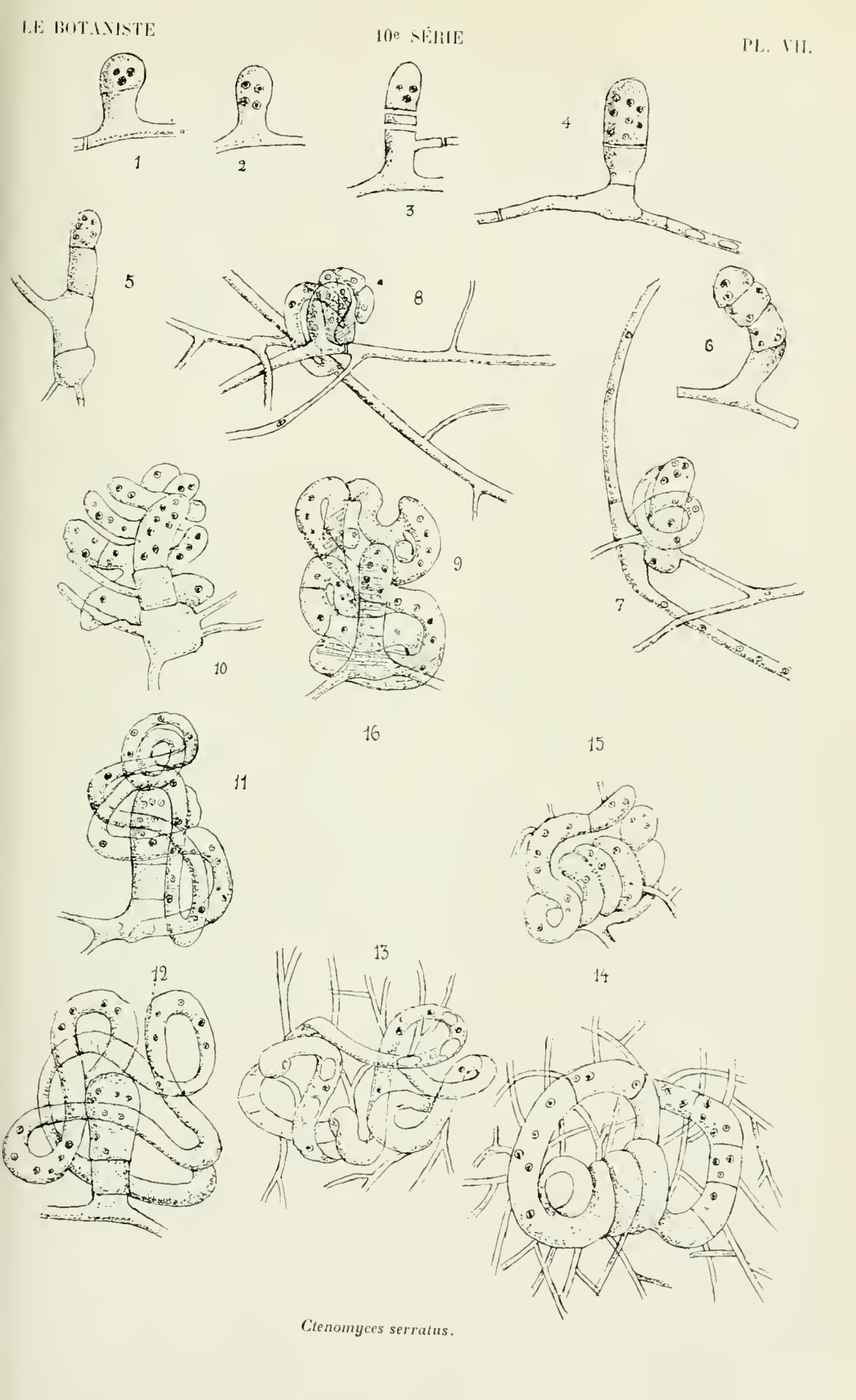
Fig. 1-2. — Débuts du trophogone.

Fig. 3-6. — Trophogones en l'absence d'ascogones.

Fig. 7-8. — Ascogone s'enroulant autour du trophogone.

Fig. 9-12. — L'ascogone a augmenté de diamètre ; il forme plusieurs spires irrégulières autour du trophogone ; on voit encore les noyaux à l'intérieur de ce dernier.

Fig. 12-15. — L'ascogone a subi un premier cloisonnement : plusieurs articles sont dépourvus de cytoplasme et de noyaux.



Ctenomyces serratus.

PLANCHE VIII

Amauroascus verrucosus Eidam.

Fig. 1. — Les articles du mycélium sont plurinucléés.

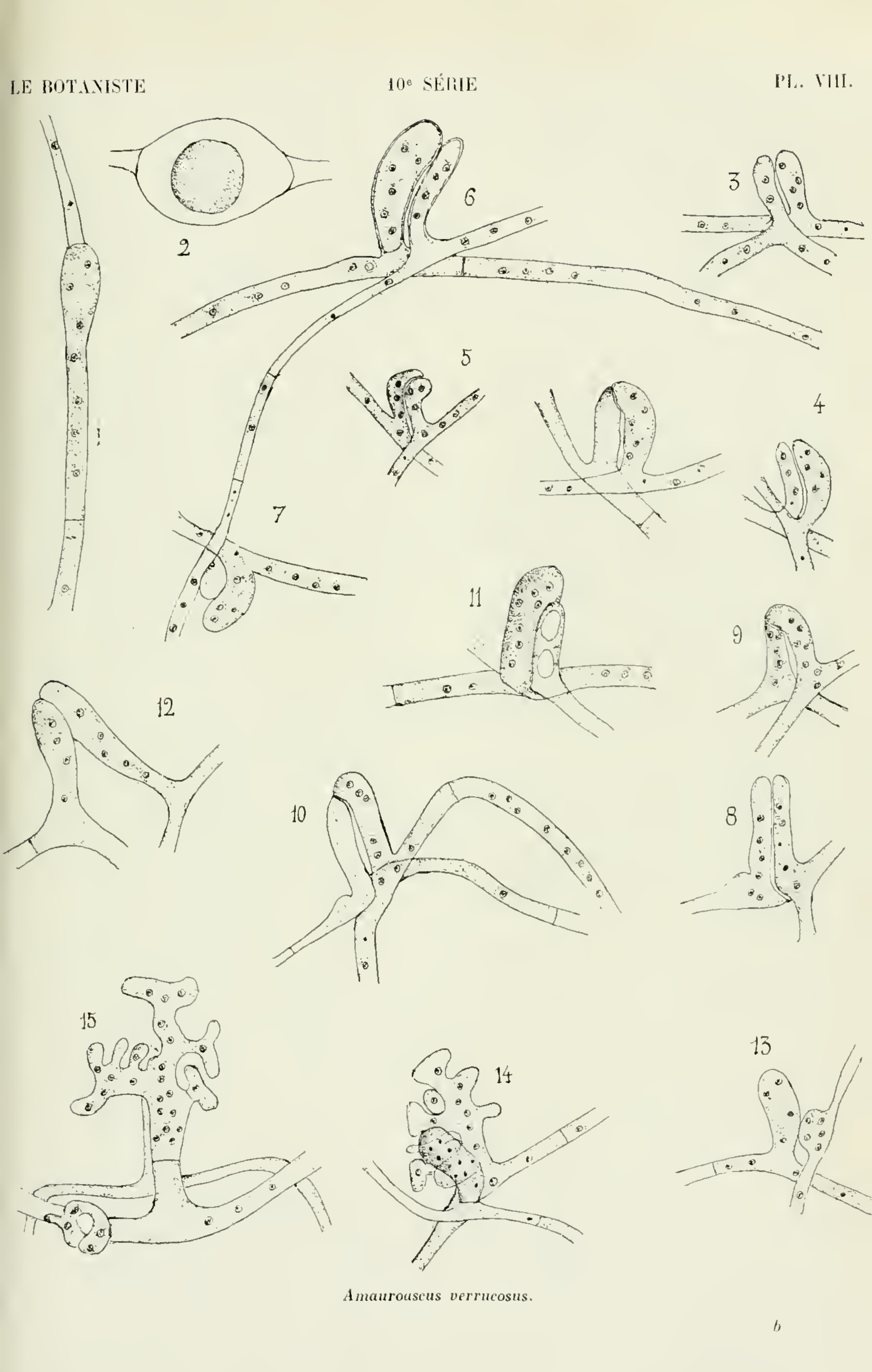
Fig. 2. — Une sorte de chlamydospore intercalaire.

Fig. 3-6. — Le trophogone et l'ascogone avant la formation de la cloison basilaire.

Fig. 7-13. — Divers aspects de ces mêmes organes.

Fig. 14. — L'ascogone commence à se ramifier ; on voit encore les noyaux dans le trophogone.

Fig. 15. — Id. : la ramification est plus avancée.



Amauroascus verrucosus.

PLANCHE IX

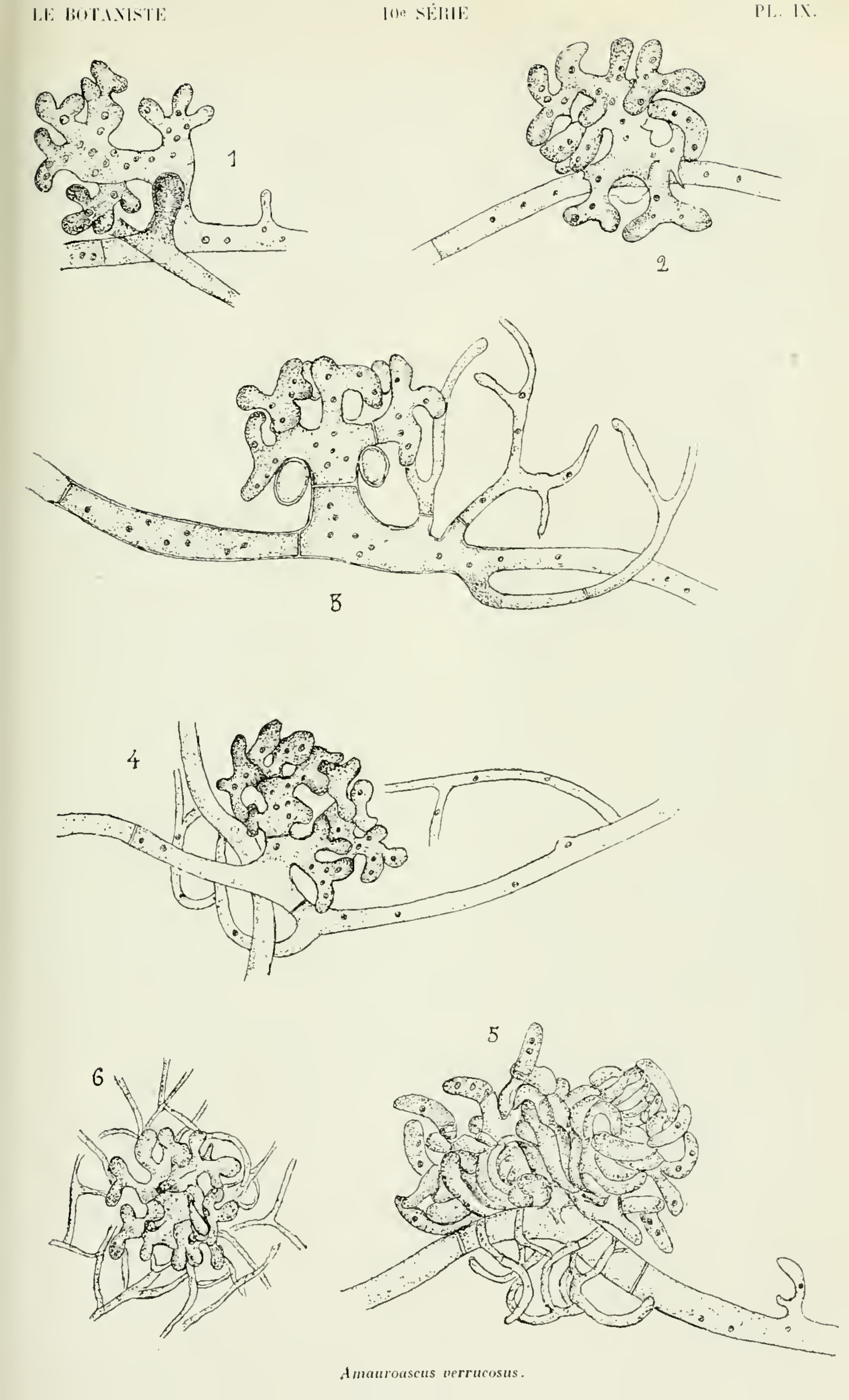
Amauroascus verrucosus Eidam.

Fig. 1. — Deux ascogones ramifiés et non cloisonnés.

Fig. 3. — Le début du cloisonnement : apparition des filaments recouvrants.

Fig. 4. — Autre exemplaire du même âge.

Fig. 5,6. — Stades plus âgés.



Amauroascus verrucosus.

PLANCHE X

Amauroascus verrucosus Eidam.

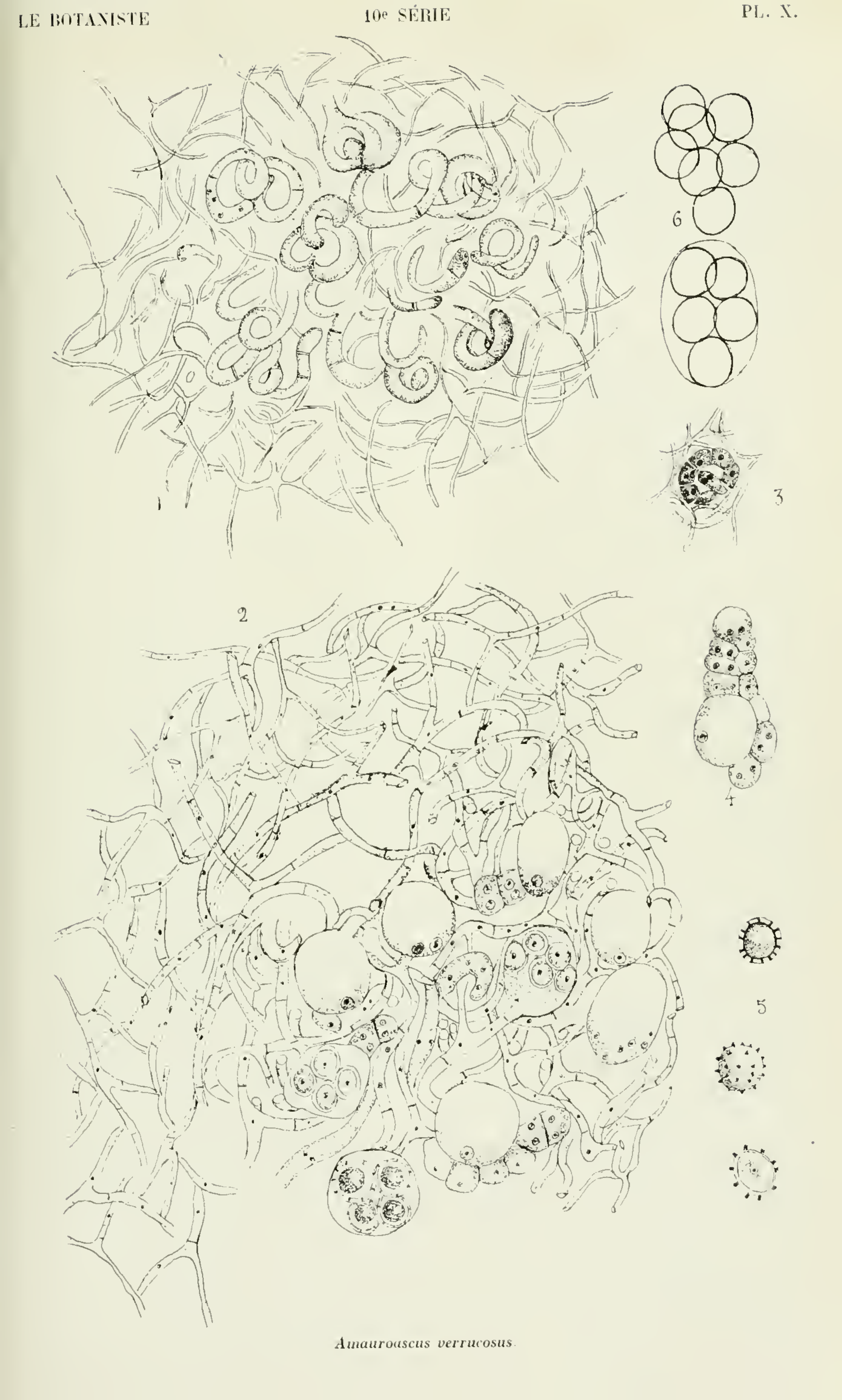
Fig. 1. — Périthèce jeune : au centre, les filaments provenant de la ramification de l'ascogone ; ils sont enveloppés par les filaments recouvrants.

Fig. 2. — Section dans un périthèce plus âgé au moment de la formation des diplogamètes et de leur germination en asques.

Fig. 3, 4. — Peloton secondaire à articles binucléés et formation des diplogamètes en série.

Fig. 5. — Aspect et structure des spores.

Fig. 6. — Spores dans l'asque et spores libres.



Amauroascus verrucosus.

PLANCHE XI

Aphanoascus cinnabarinus Zukal.

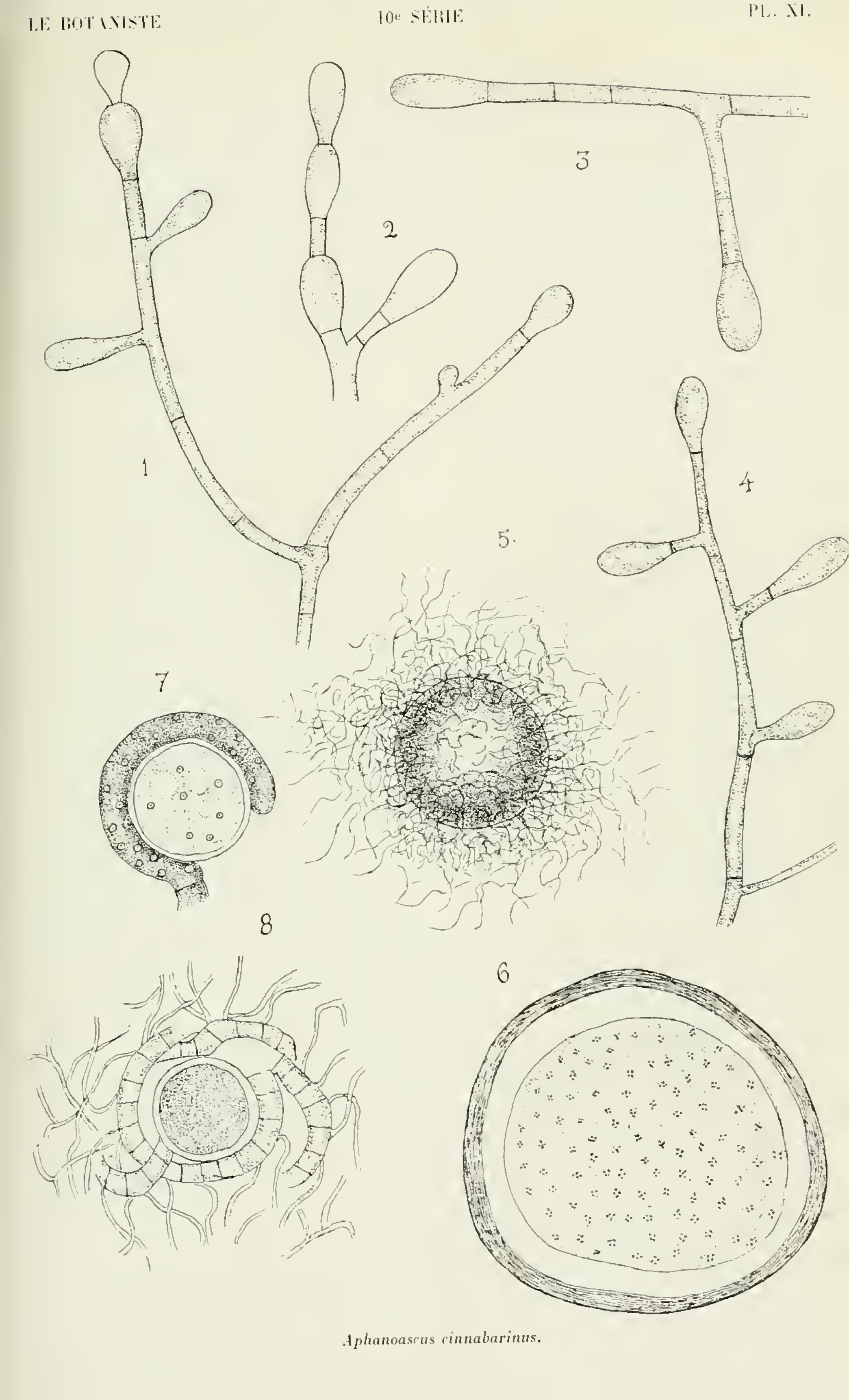
Fig. 1-4. — Formation des conidies sur milieux nutritifs.

Fig. 5. — Un périthèce vers la fin de son developpement.

Fig. 6. — Section dans un périthèce mûr ; à l'intérieur se trouve la masse des spores.

Fig. 7. — Trophogone entouré par l'ascogone.

Fig. 8. — L'ascogone cloisonné et ramifié.



Aphanoascus cinnabarinus.

PLANCHE XII

Aphanoascus cinnabarinus Zukal.

Fig. 1-2. — Filaments du mycélium et formation de conidies.

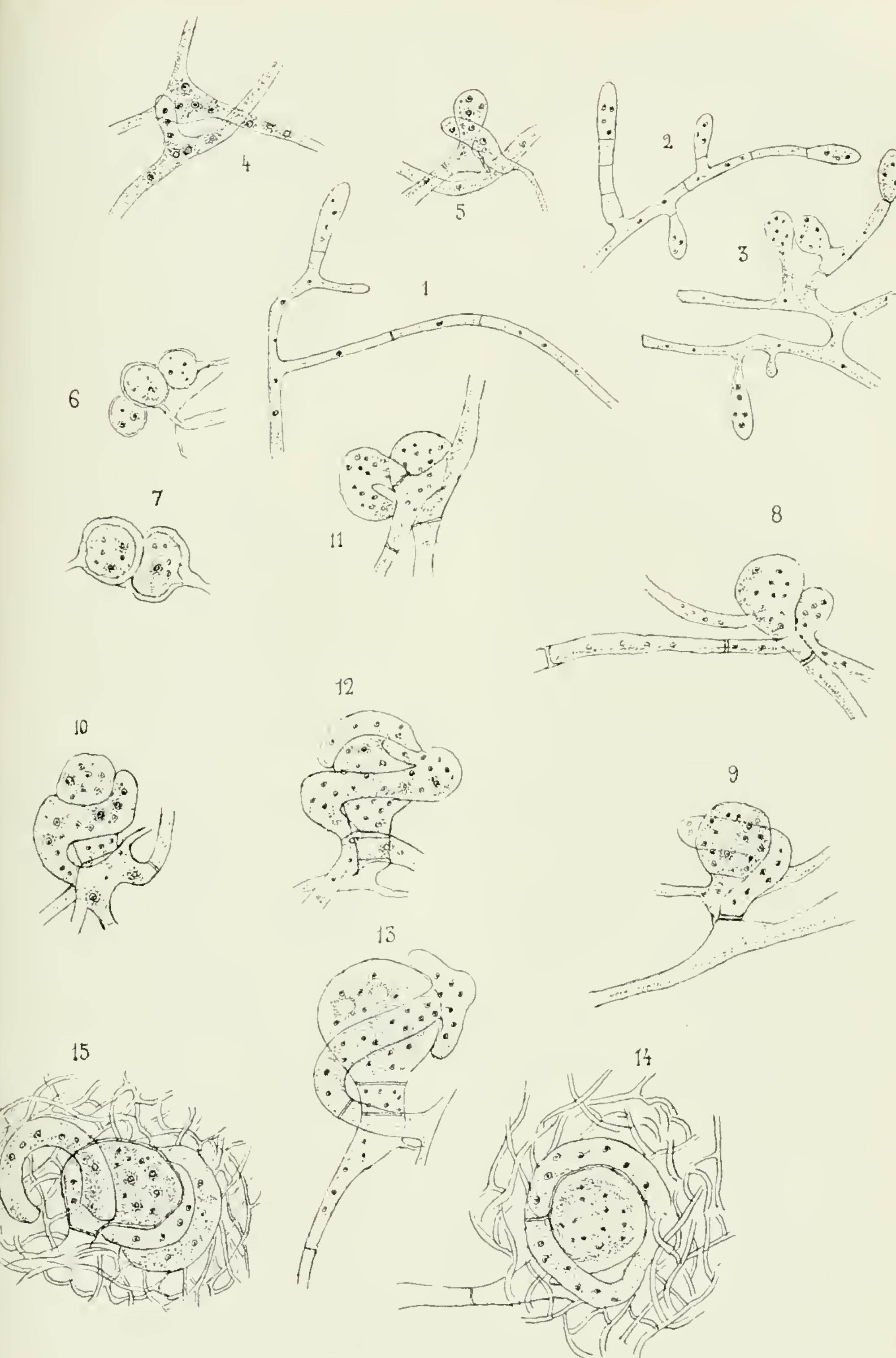
Fig. 3-5. — Débuts de l'ascogone et du trophogone.

Fig. 6-7. — Sortes de chlamydospores.

Fig. 8-11. — L'ascogone claviforme ou cylindrique s'enroule autour du trophogone, sans se mettre en communication directe avec lui.

Fig. 12-13. — L'ascogone commence à se ramifier.

Fig. 14-15. — Premier cloisonnement de l'ascogone et formation des filaments recouvrants.



Aphanoascus cinnabarinus.

PLANCHE XIII

Aphanoascus cinnabarinus Zukal.

FIG. 1-3. — L'ascogone est ramifié et ses rameaux s'enroulent en spires lâches autour du trophogone ; le second cloisonnement a donné lieu à des articles binucléés ; un certain nombre d'articles sont dépourvus de cytoplasme et de noyaux.

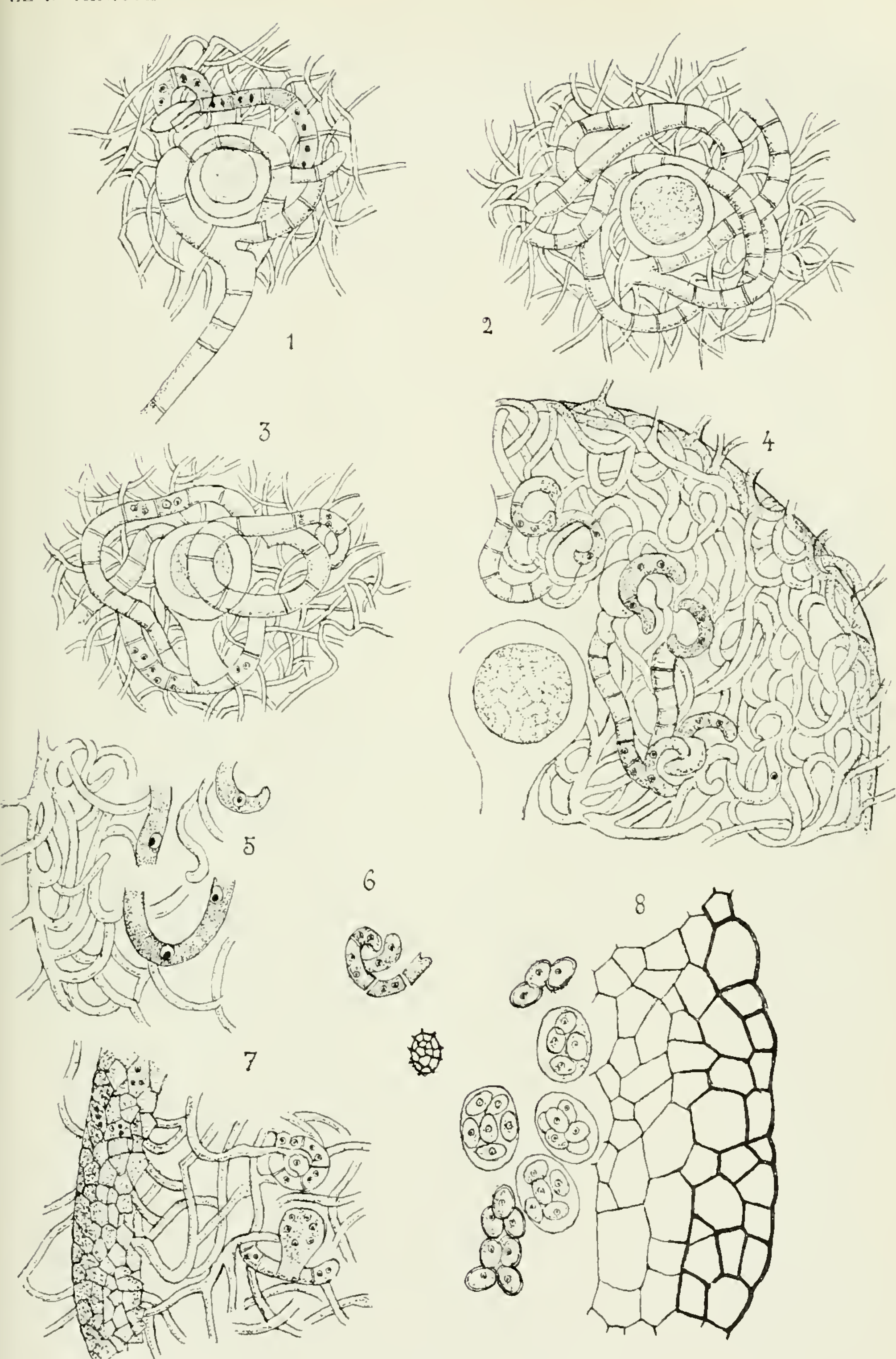
FIG 4. — Section d'un jeune périthèce ; au centre, la cellule sphérique du trophogone : autour les ramifications de l'ascogone ; les filaments recouvrants s'entrelacent en pseudo-parenchyme.

FIG. 5. — Hyphes ascogènes au milieu du tissu stérile.

FIG. 6. — Extrémité d'un rameau ascogène au moment de la formation des diplogamètes.

FIG. 7. — Section du périthèce à ce même moment : la paroi du périthèce est nettement délimitée.

FIG. 8. — Section d'un périthèce à maturité : spores à surface réticulée.

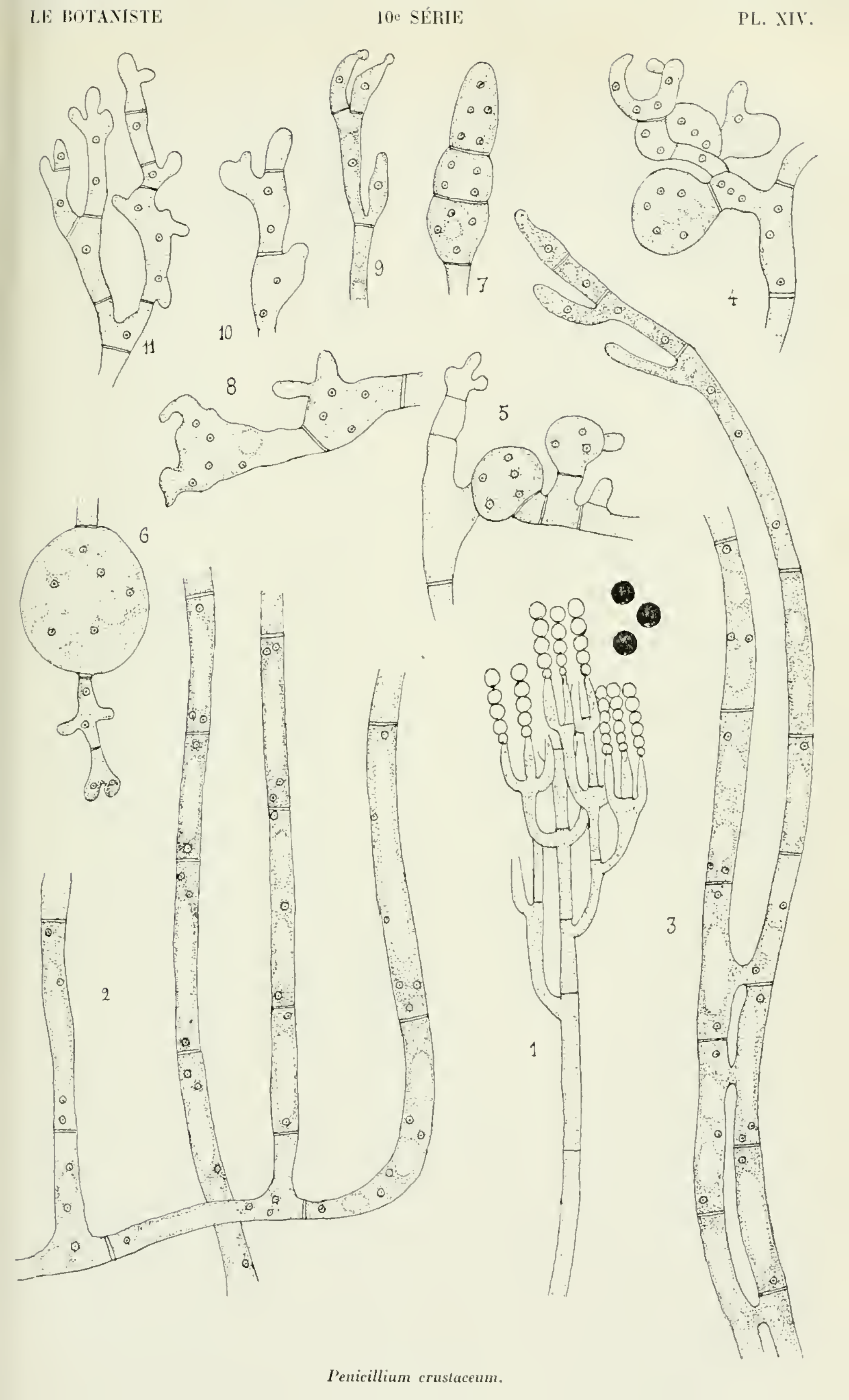


Aphanoascus cinnabarinus.

PLANCHE XIV

Penicillium crustaceum Link.

Fig. 1. — Le conidiophore de cette espèce sur levure.
Fig. 2. — Portion du mycélium avec sa structure.
Fig. 3. — Id. : anastomoses et début de conidiophore.
Fig. 4-8. — Retour du conidiophore à la forme ancestrale du sporange.
Fig. 9-11. — Stades encore assez voisins du conidiophore ordinaire.



Penicillium crustaceum.

PLANCHE XV

Penicillium crustaceum Link.

Fig. 1. — Un conidiophore en voie de bourgeonnement.

Fig. 2. — Etat jeune.

Fig. 3-4. — Le bourgeonnement des spores.

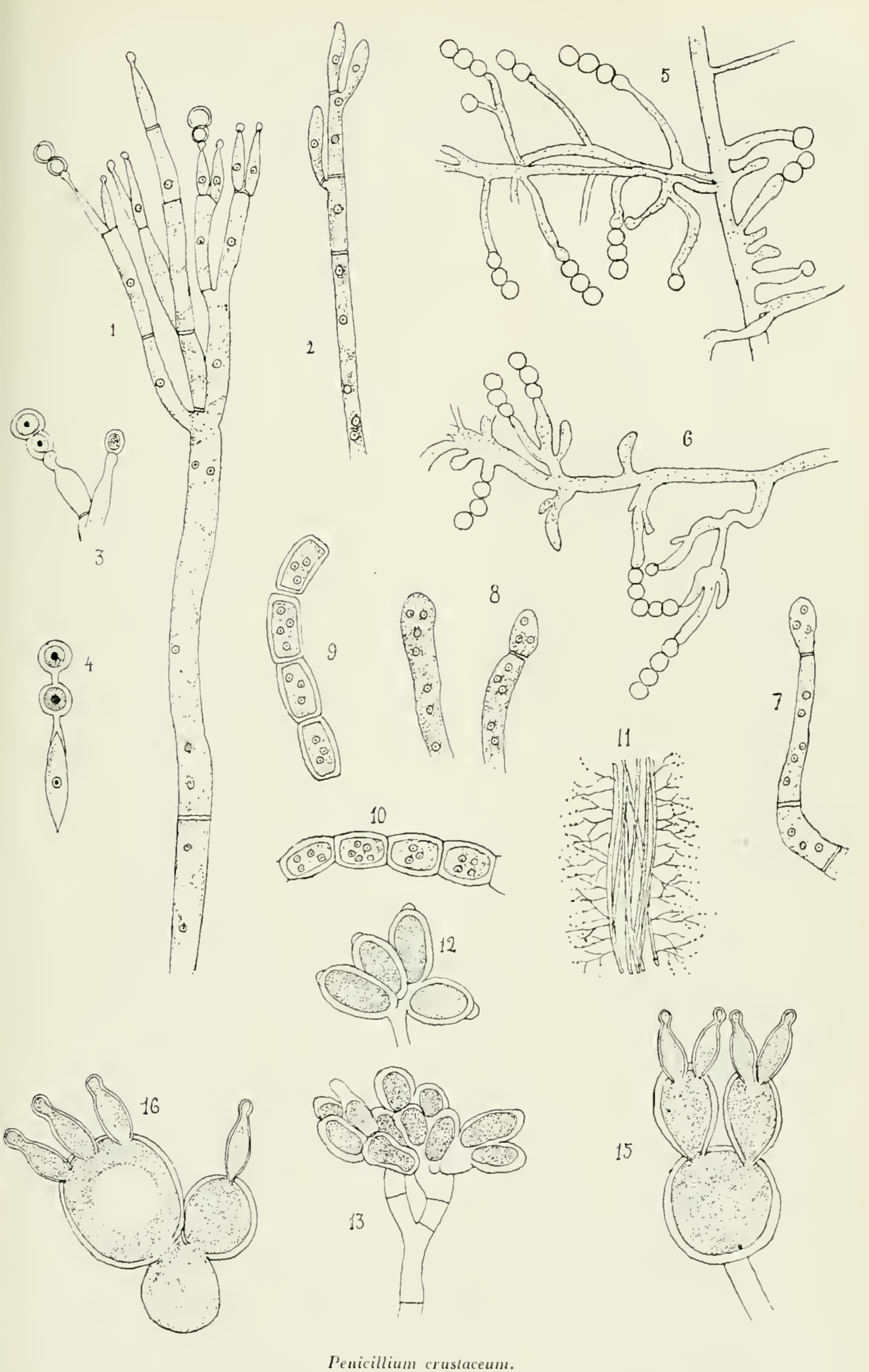
Fig. 5-6. — Production irrégulière d'oïdies.

Fig. 7-10. — Détail de la formation des oïdies.

Fig. 11. — Schéma de la production de ces éléments sur un rhizomorphe.

Fig. 12-13. — Cellules-mères d'un conidiophore transformées en chlamydospores.

Fig. 15-16. — Renflements anormaux d'un conidiophore de *Penicillium* : l'ensemble simule une tête d'*Aspergillus* ou de *Sterigmatocystis*.

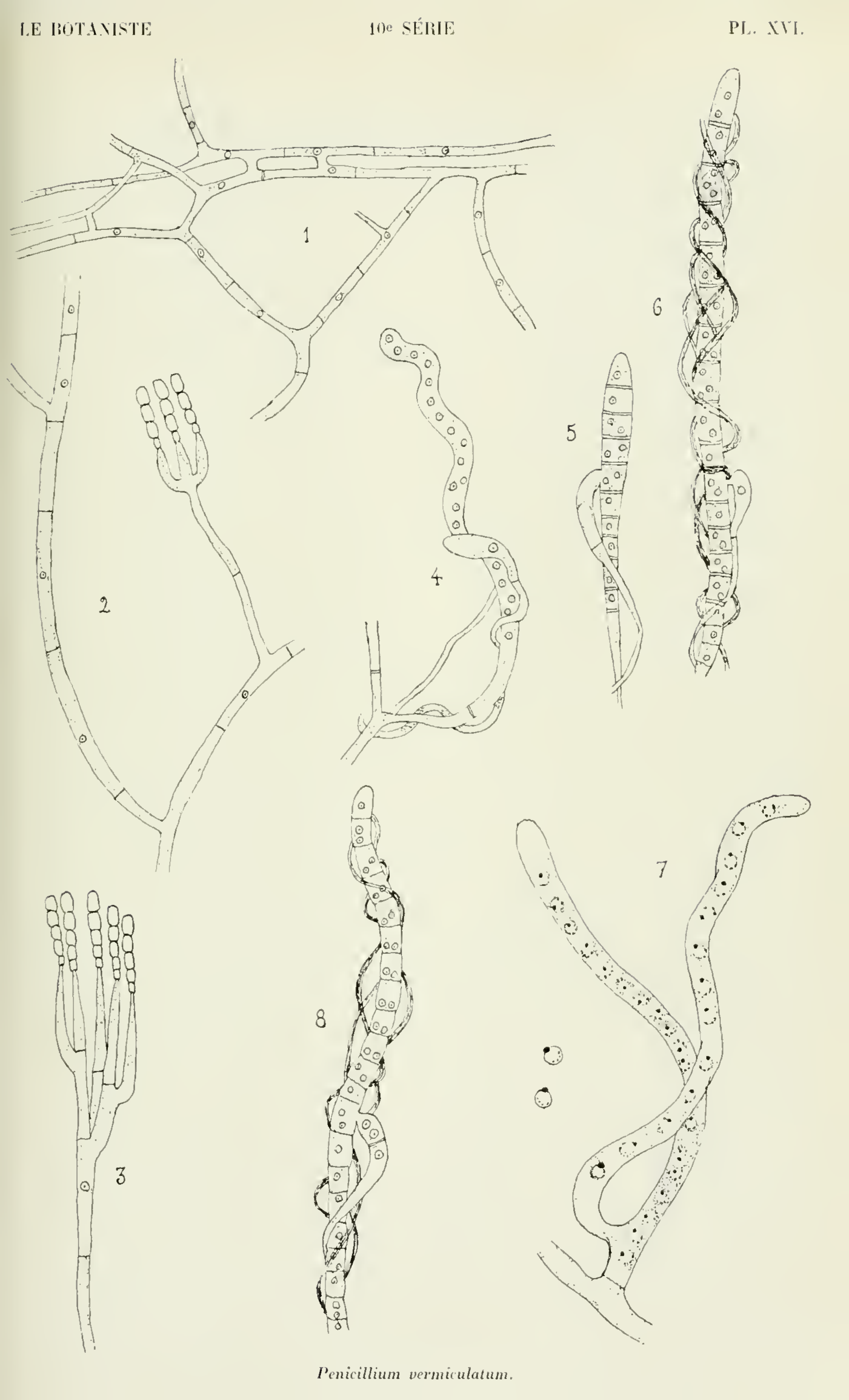


Penicillium crustaceum.

PLANCHE XVI

Penicillium vermiculatum sp. nov.

Fig. 1. — Mycélium avec nombreuses anastomoses.
Fig. 2. — Filament avec un conidiophore.
Fig. 3. — Conidiophore isolé.
Fig. 4-6. — Trois stades différents de l'appareil initial du périthèce.
Fig. 7. — Un ascogone à deux branches renfermant de nombreux noyaux; ceux-ci possèdent une membrane nucléaire, un nucléole excentrique et des granulations chromatiques ; à côté deux noyaux isolés. Le trophogone manque.
Fig. 8. — L'ascogone est cloisonné; l'article terminal du trophogone renferme par exception deux noyaux.



Penicillium vermiculatum.

PLANCHE XVII

Penicillium vermiculatum sp. nov.

Fig. 1-2. — Jeunes ascogones.

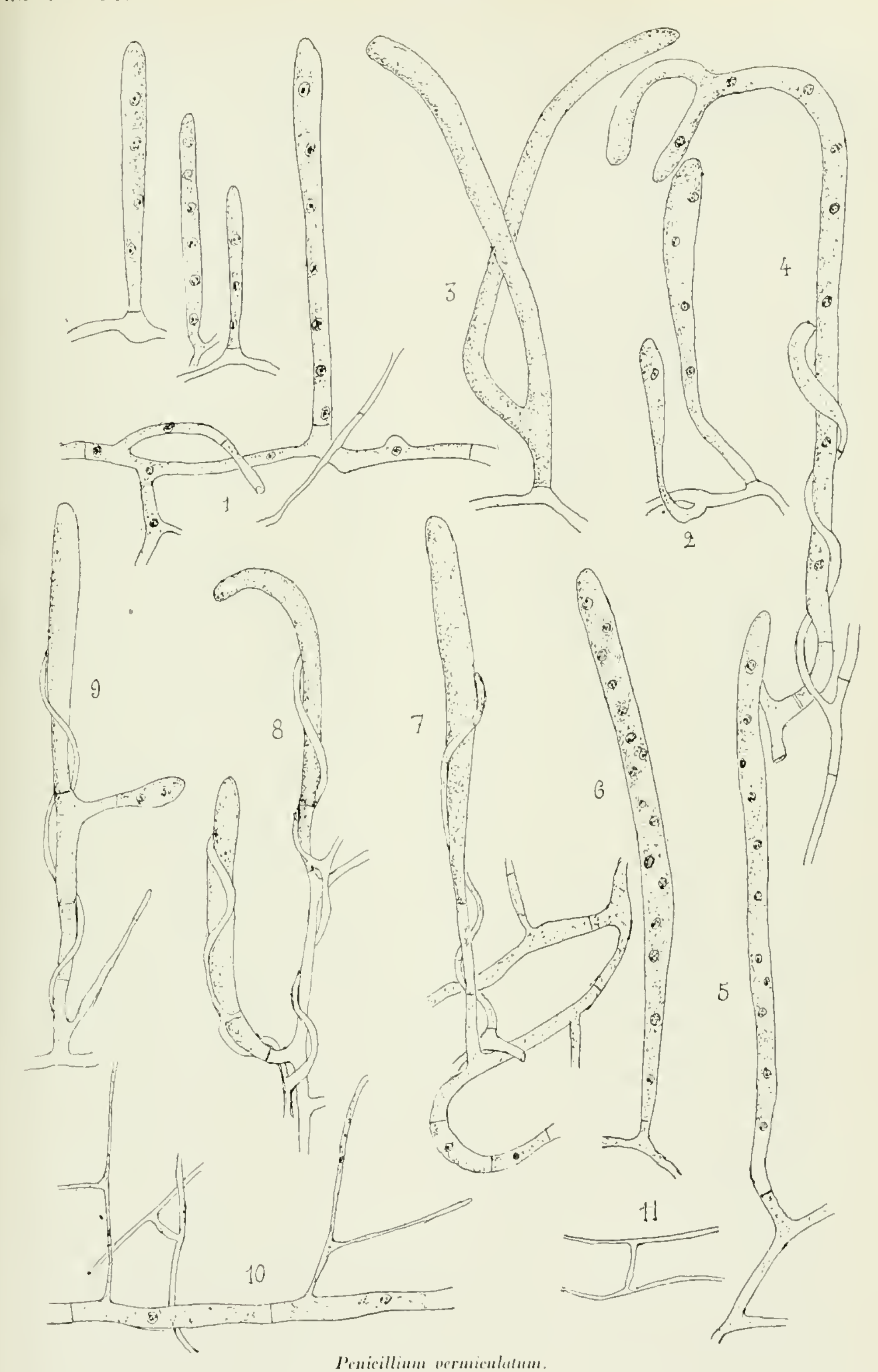
Fig. 3. — Ascogone dichotome dès la base.

Fig. 4. — Ascogone dichotome à son sommet : il est accompagné d'un trophogone.

Fig. 5-6. — Ascogones avec nombreux noyaux.

Fig. 7-9. — Diverses manières d'être de l'ascogone et du trophogone.

Fig. 10-11. — Filament avec rhizoïdes très fins ; anastomose.



Penicillium vermiculatum.

PLANCHE XVIII

Penicillium vermiculatum sp. nov.

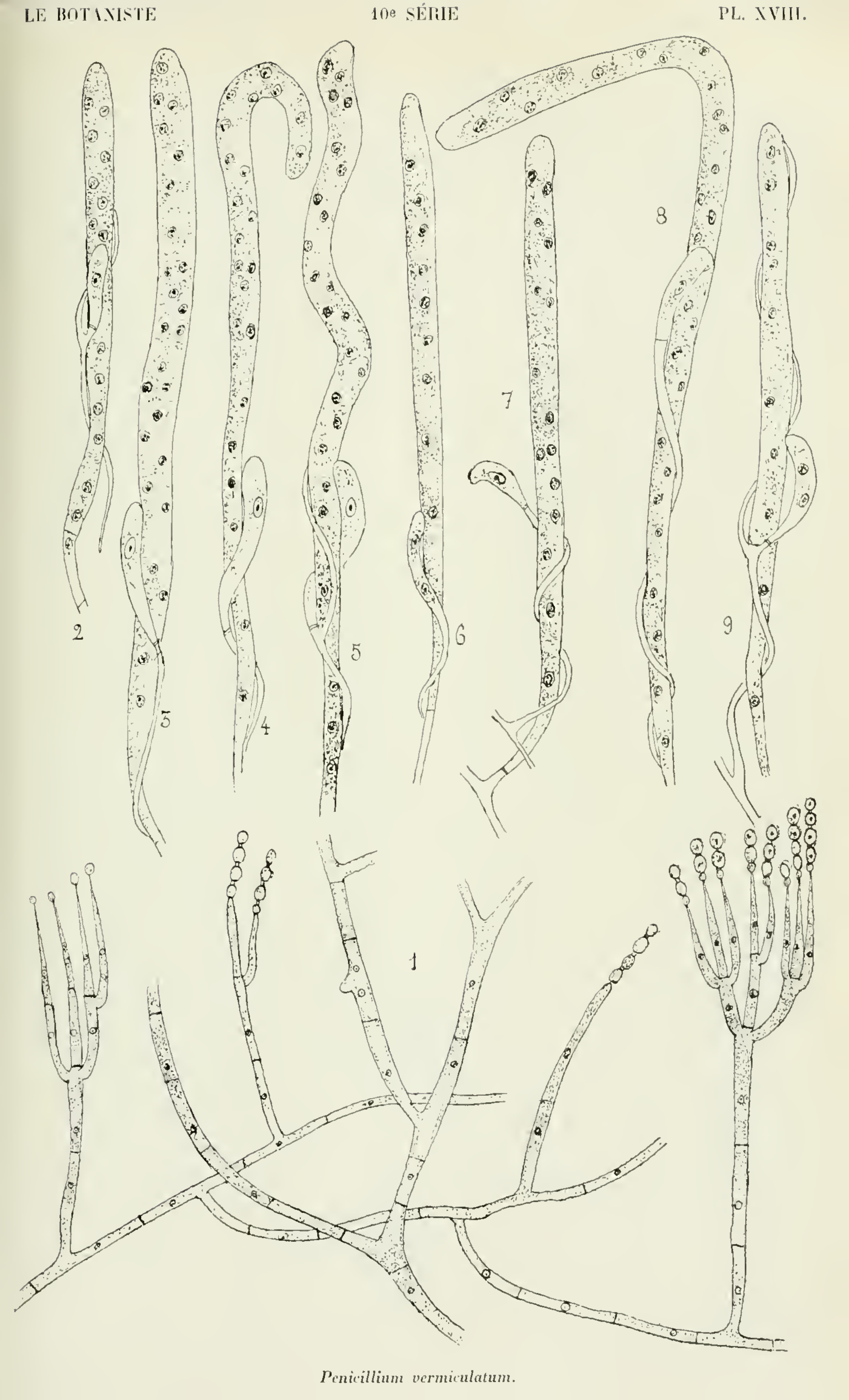
Fig. 1. — Portion du thalle avec conidiophores d'importance variable ; structure uninucléée du thalle.

Fig. 2-6. — Les diverses manières d'être de l'ascogone et du trophogone ; l'article terminal du trophogone ne renferme qu'un noyau, alors que l'ascogone en contient un grand nombre.

Fig. 7. — L'article terminal du trophogone se trouve écarté de l'ascogone.

Fig. 8. — Ascogone très long et recourbé.

Fig. 9. — Trophogone au moment où se produit l'anastomose.



Penicillium vermiculatum.

PLANCHE XIX

Penicillium vermiculatum sp. nov.

Fig. 1-2. — Le trophogone s'est mis en communication avec l'ascogone.

Fig. 3. — L'ascogone montre une première cloison

Fig. 4. — L'ascogone est entouré de quelques filaments recouvrants.

Fig. 5. — Ascogone cloisonné; le noyau du trophogone est nettement visible.

Fig. 6-8. — Divers stades du cloisonnement de l'ascogone ; le noyau du trophogone reste visible ; rarement il existe deux noyaux dans l'article terminal, fig. 6.

Fig. 9. — La suite du cloisonnement dans l'ascogone.

Fig. 10. — On aperçoit encore le noyau du trophogone en dégénérescence au milieu des filaments recouvrants.

Fig. 11-12. — L'ascogone continue à se cloisonner.

Fig. 13. — Stade plus avancé.



Penicillium vermiculatum.

PLANCHE XX

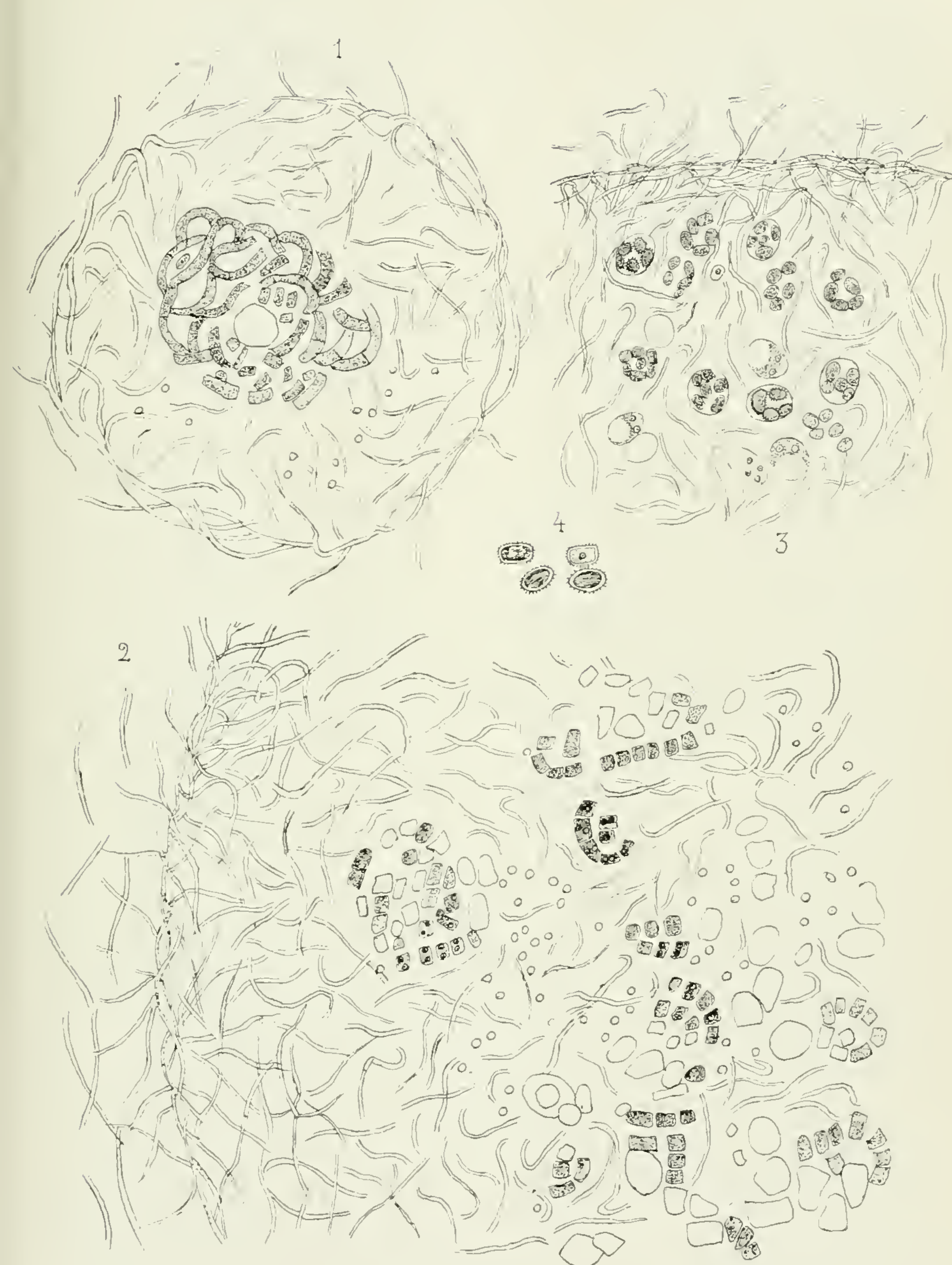
Penicillium vermiculatum sp. nov.

Fig. 1. — Section dans un jeune périthèce : au centre, les ramifications de l'ascogone ; tout autour, les minces filaments recouvrants qui s'entre-croisent.

Fig. 2. — Les dernières ramifications de l'ascogone forment des pelotons dispersés dans la masse des filaments recouvrants : ces pelotons se dissocient en articles binucléés qui sont les diplogamètes.

Fig. 3. — Chaque diplogamète a donné naissance à un asque : les divers stades de leur formation.

Fig. 4. — Structure des ascospores.



Penicillium vermiculatum.

PLANCHE XXI

Eurotium herbariorum Wigg.

Fig. 1. — Filament du mycélium avec ses noyaux.

Fig. 2-3. — Portion du conidiophore ; noyaux sphériques et noyaux allongés.

Fig. 4. — Début du renflement.

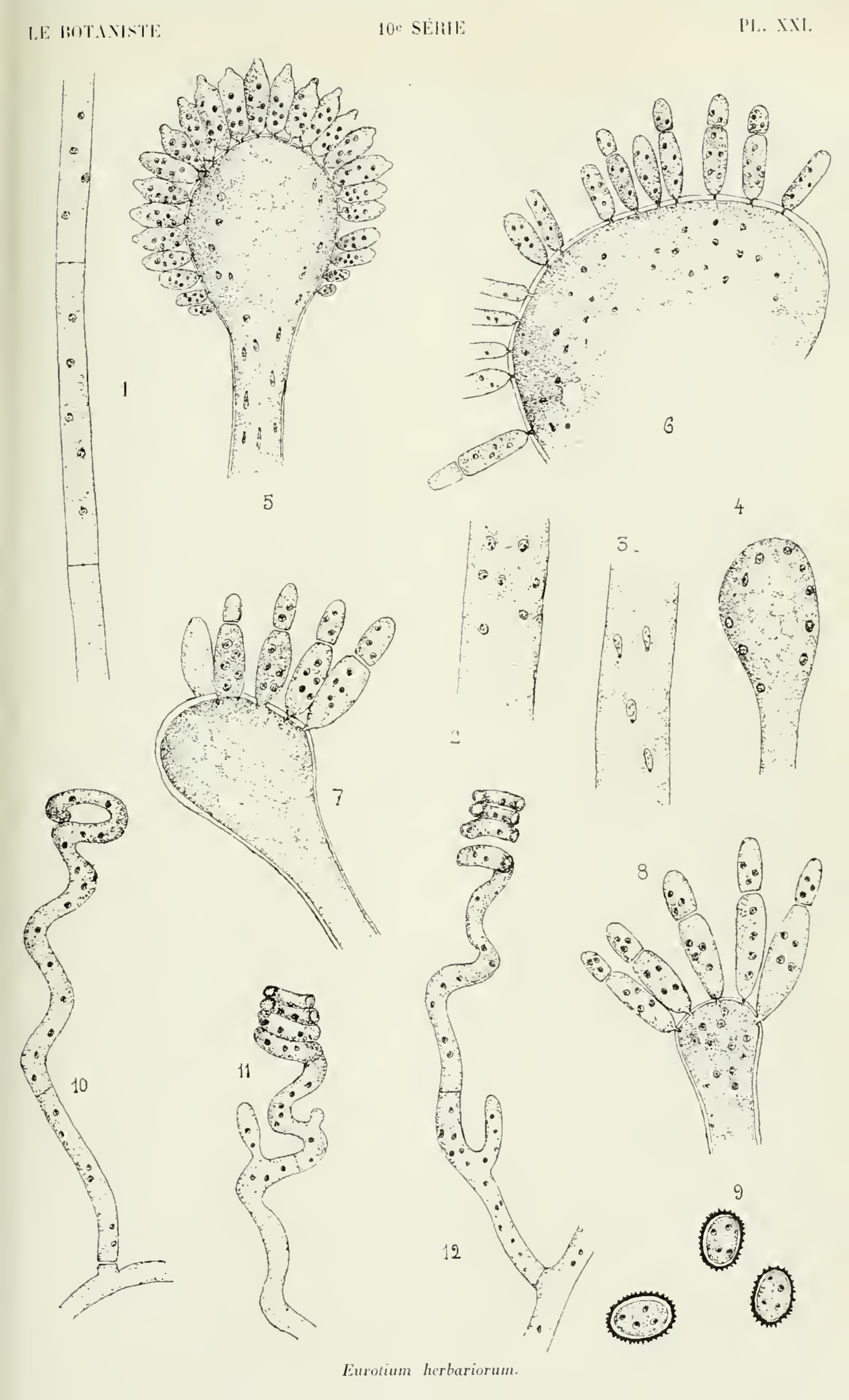
Fig. 5-7. — Section de trois conidiophores avec les cellules-mères formant leurs conidies.

Fig. 8. — Conidiophore sans renflement.

Fig. 9. — Conidies isolées : elles renferment plusieurs noyaux.

Fig. 10. — Début de l'ascogone.

Fig. 11-12. — Etats plus avancés.



Eurotium herbariorum.

PLANCHE XXII

Eurotium herbariorum Wigg.

Fig. 1-2. — Ascogones avec deux filaments recouvrants : la cellule terminale se prolonge en un poil stérile.

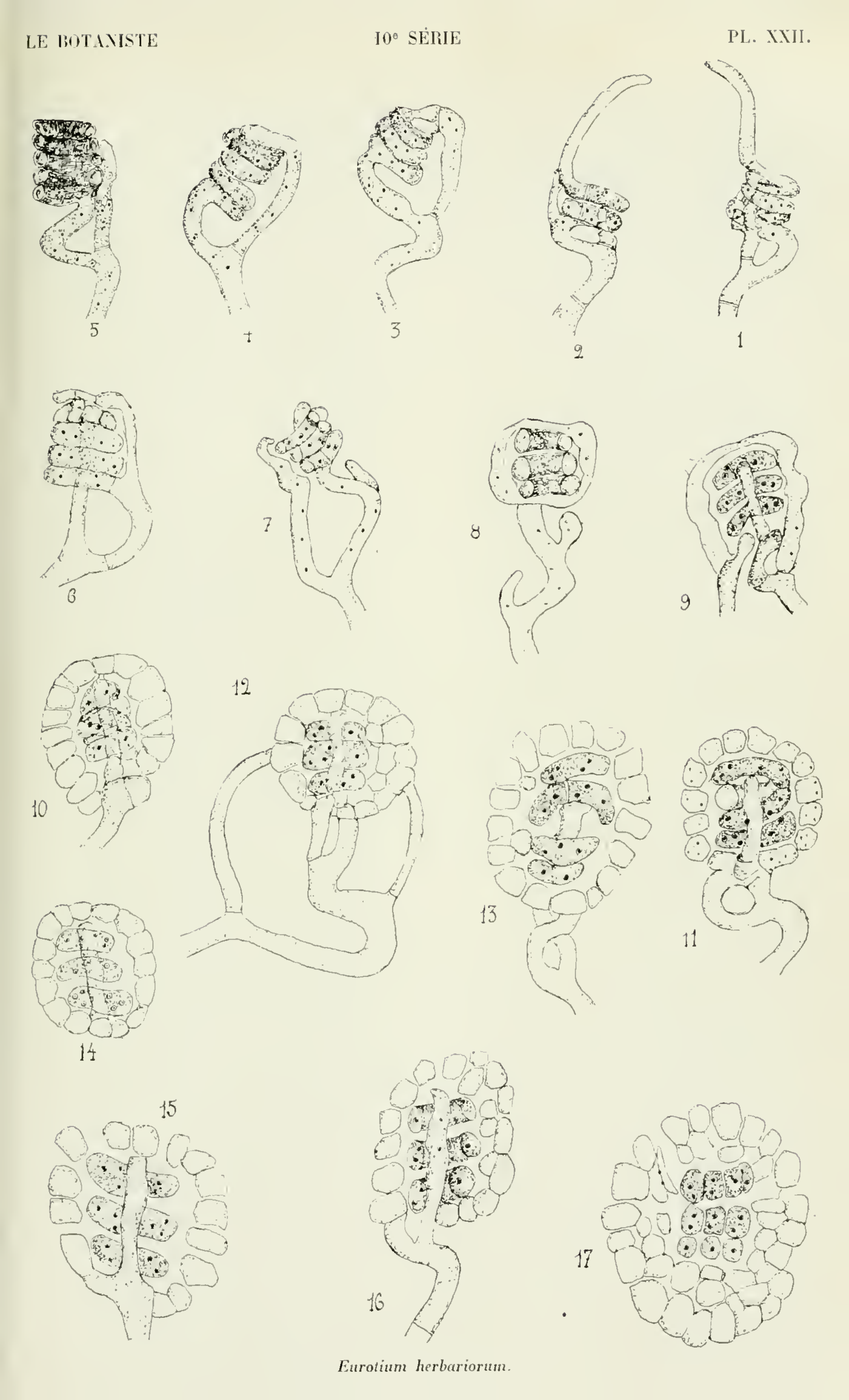
Fig. 3-5. — L'ascogone et son premier filament recouvrant : leur structure.

Fig. 6. — Ascogone avec deux filaments recouvrants : l'un s'applique à la surface externe des spires, le second passe dans l'axe.

Fig. 7-9. — Diverses manières d'être de l'ascogone et des filaments recouvrants.

Fig. 10-16. — Section au travers de jeunes périthèces : l'ascogone a subi son premier cloisonnement : les filaments recouvrants se sont cloisonnés en articles plurinucléés qui constituent la première assise du périthèce.

Fig. 17. — Stade plus âgé : l'ascogone a subi un second cloisonnement qui donne naissance à des articles binucléés ; les cellules de la première assise se ramifient vers l'intérieur.



Eurotium herbariorum.

PLANCHE XXIII

Eurotium herbariorum Wigg.

Fig. 1. — L'ascogone avec ses articles binucléés s'est déroulé au milieu du pseudo-parenchyme formé par les filaments recouvrants.

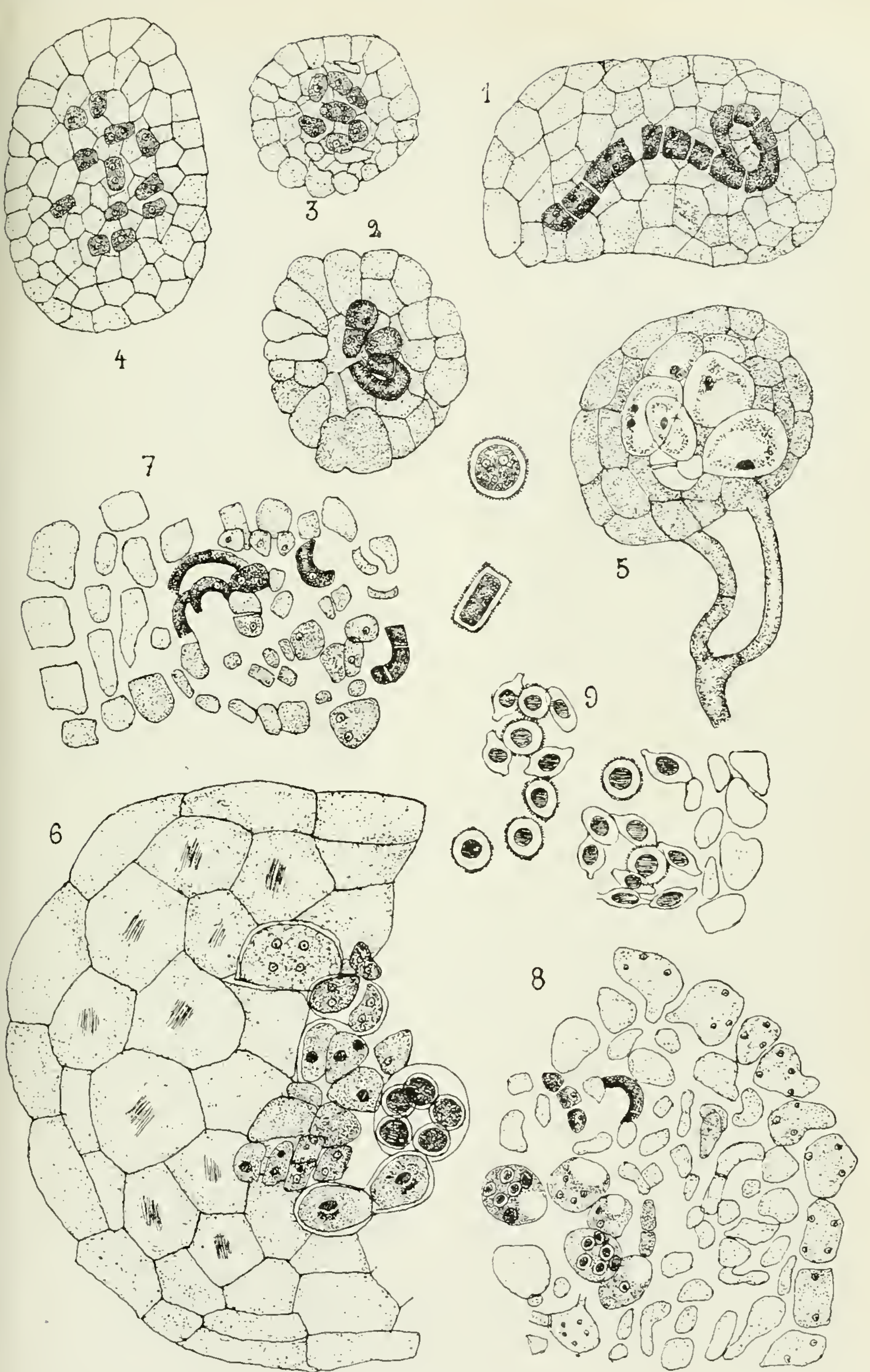
Fig. 2-4. — Les articles de l'ascogone se dissocient plus ou moins à l'intérieur du pseudo-parenchyme.

Fig. 5. — Ces articles peuvent donner directement les asques, après la fusion des noyaux.

Fig. 6. — Diplogamètes, fusion des noyaux, développement des asques ; assises transitoires de la paroi en voie de disparition.

Fig. 7-8. — Section à travers des périthèces plus gros ; les articles binucléés de l'ascogone se sont ramifiés en hyphes ascogènes : celles-ci ont une tendance à l'enroulement ; elles forment leurs diplogamètes en série ; formation des asques et des spores.

Fig. 9. — Tout le tissu intermédiaire du périthèce se détruit, sauf l'assise externe ; spores en forme de lentilles devenues libres et occupant la cavité du périthèce.

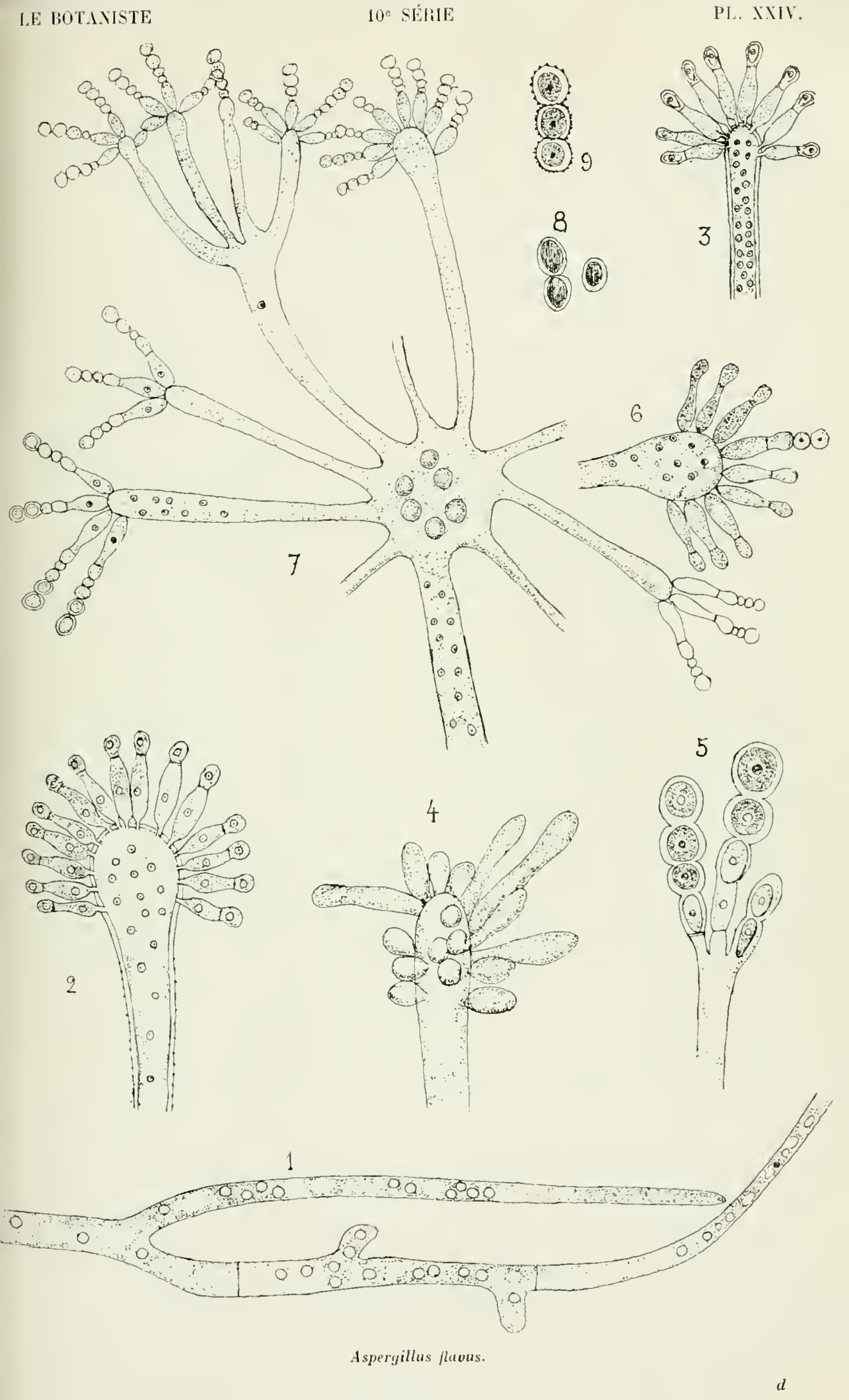


Eurotium herbariorum.

PLANCHE XXIV

Aspergillus flavus Link.

Fig. 1. — Extrémités de filaments du mycélium.
Fig. 2. — Structure d'un conidiophore et formation des conidies.
Fig. 3. — Conidiophore sans renflement appréciable.
Fig. 4-5. — Formes aberrantes.
Fig. 6. — Structure de l'une des têtes sporifères.
Fig. 7. — Un conidiophore prolifère.
Fig. 8-9. — Conidies.

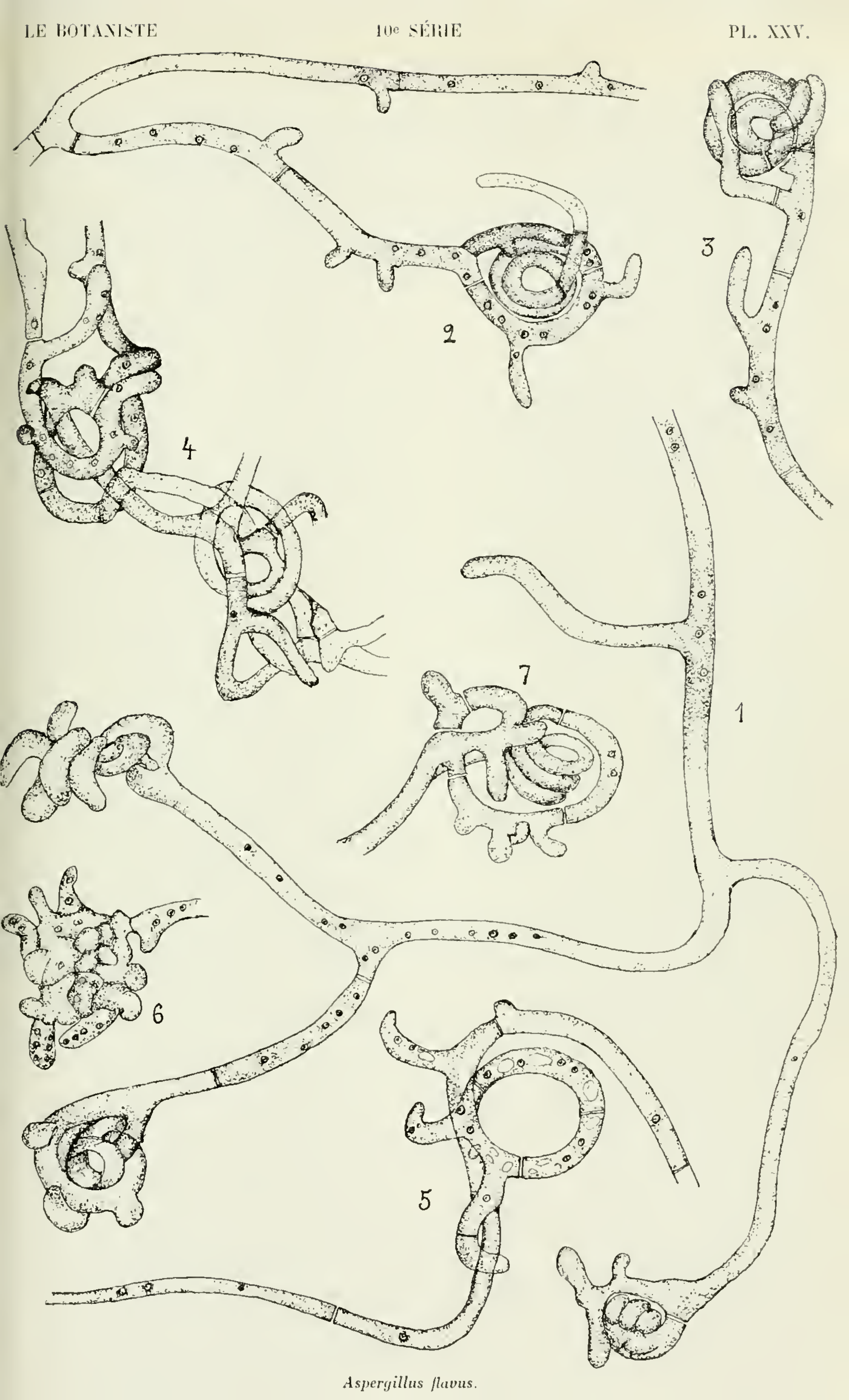


Aspergillus flavus.

PLANCHE XXV

Aspergillus flavus Link.

Fig. 1. — Filament ramifié portant plusieurs débuts de périthèces.
Fig. 2-3. — Formation de l'ascogone et des filaments recouvrants.
Fig. 4-5. — Autres dispositions des mêmes organes.
Fig. 6. — Etat plus avancé.



Aspergillus flavus.

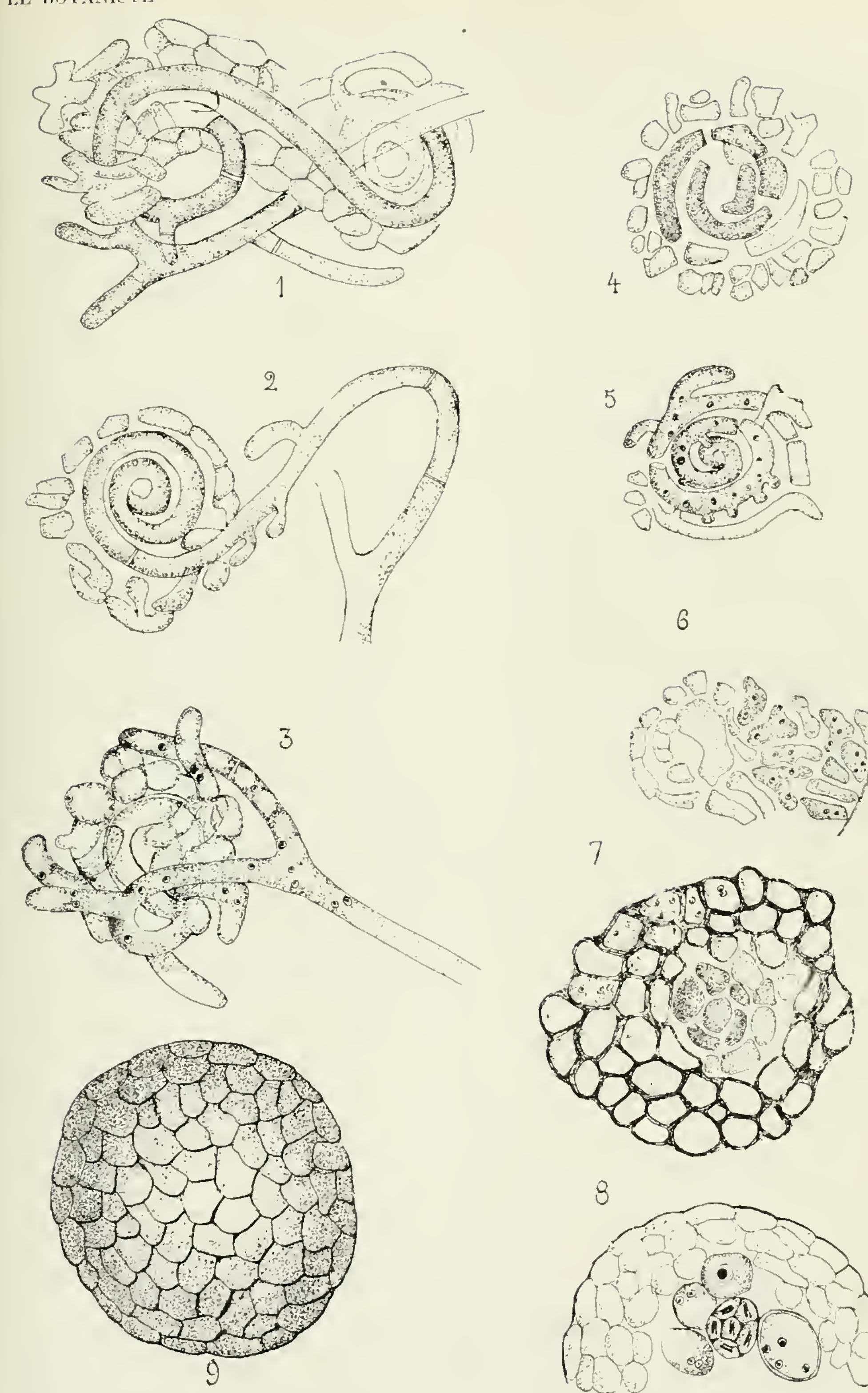
PLANCHE XXVI

Aspergillus flavus Link.

Fig. 1-5. — L'ascogone est constitué par les spires internes : tout autour les filaments recouvrants se développent en ordre centrifuge.

Fig. 6-8. — Le périthèce possède l'aspect d'un sclérote : sections de périthèces d'âge différent.

Fig. 9. — Aspect extérieur de l'un de ces périthèces.

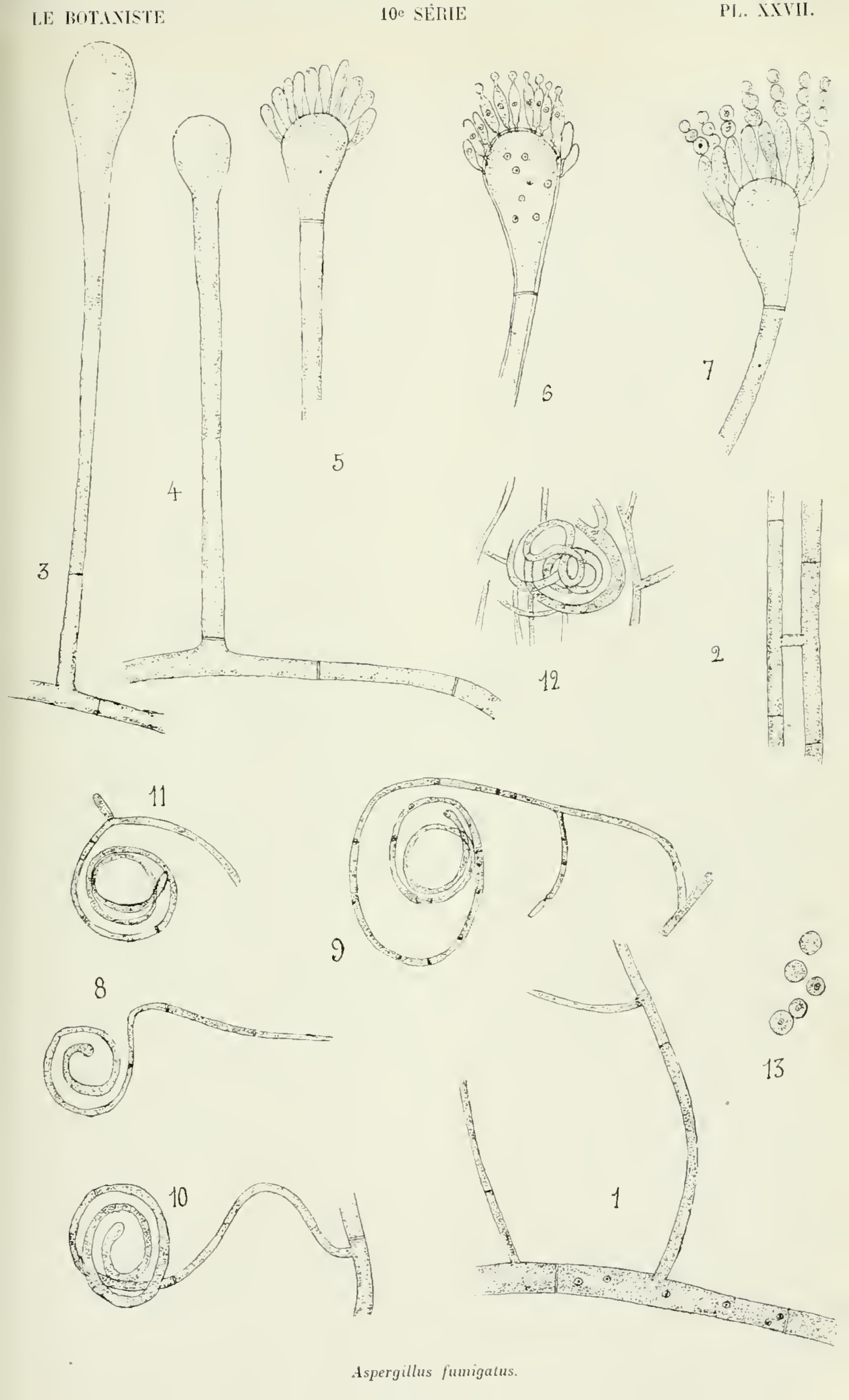


Aspergillus flavus.

PLANCHE XXVII

Aspergillus fumigatus Frésenius.

Fig. 1. — Portion du mycélium.
Fig. 2. — Une anastomose.
Fig. 3-4. — Le début des conidiophores.
Fig. 5. — La formation des cellules-mères.
Fig. 6-7. — Leur bourgeonnement en conidies.
Fig. 8-11. — Le jeune ascogone s'enroule en spires lâches.
Fig. 12. — Etat plus avancé.

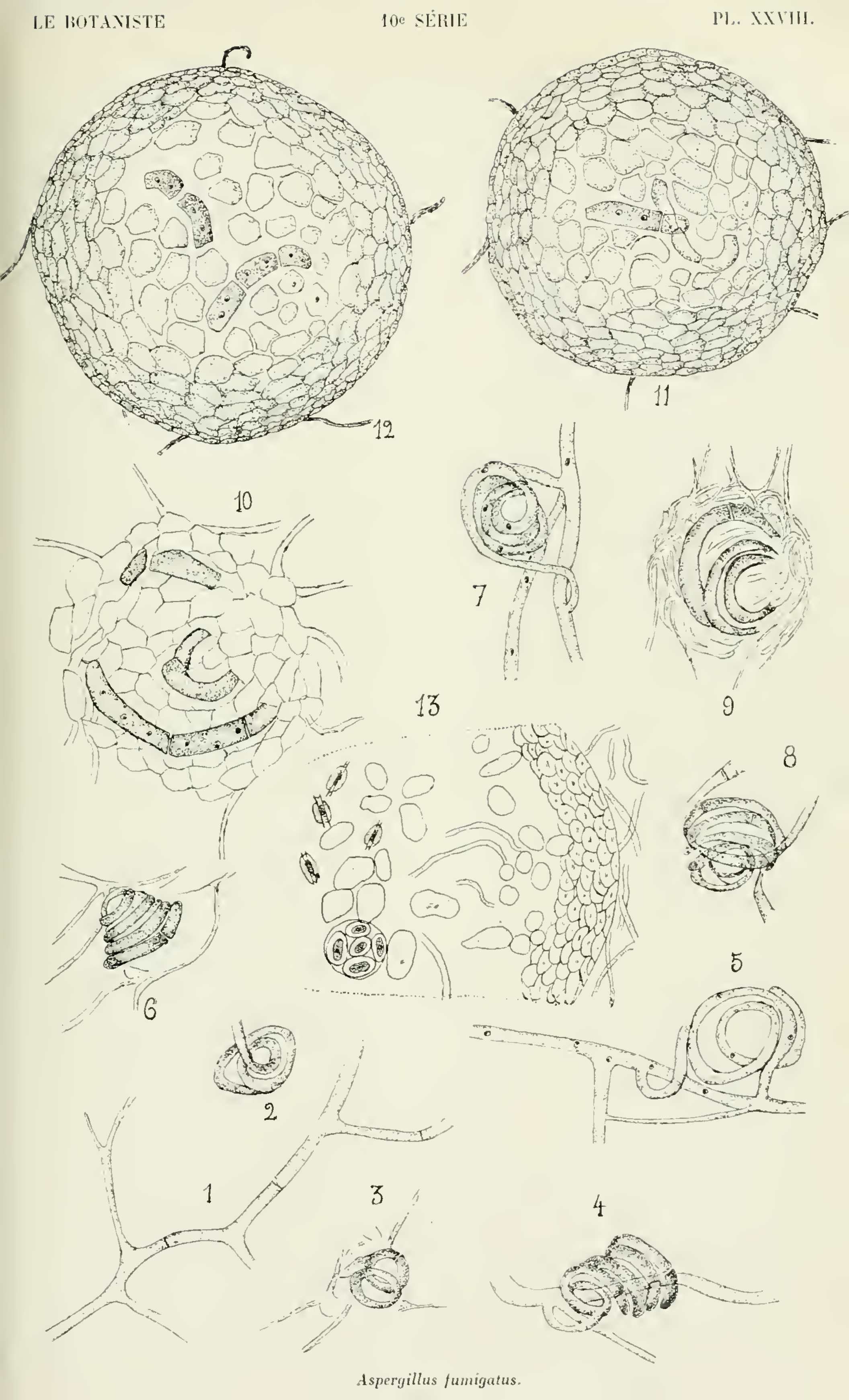


Aspergillus fumigatus.

PLANCHE XXVIII

Aspergillus fumigatus Frésenius.

Fig. 1. — Portion de mycélium.
Fig. 2. — Jeune ascogone.
Fig. 3-4. — Les premières cloisons apparaissent.
Fig. 5. — Ascogone et son premier filament recouvrant.
Fig. 6-8. — Apparition des premières cloisons.
Fig. 7. — Ascogone et son premier filament recouvrant.
Fig. 9. — Etat plus avancé.
Fig. 10. — Articles plurinucléés de l'ascogone au milieu du pseudo-parenchyme formé par les filaments recouvrants.
Fig. 11. — Structure de la paroi du périthèce ; articles de l'ascogone visibles au centre.
Fig. 12. — Id. ; le cloisonnement s'est poursuivi et a fourni des diplogamètes à deux noyaux.
Fig. 13. — Section de périthèce au moment de la maturité ; aspect lenticulaire des spores.



Aspergillus fumigatus.

PLANCHE XXIX

Sterigmatocystis ochracea Wilh.

Fig. 1. — Mycélium et conidiophores vus à un faible grossissement.

Fig. 2-3. — Apparition des bourgeons sur le renflement.

Fig. 4. — Mode de développement des stérigmates secondaires sur le sterigmate primaire.

Fig. 5-6. — Formation des conidies sur les stérigmates secondaires.

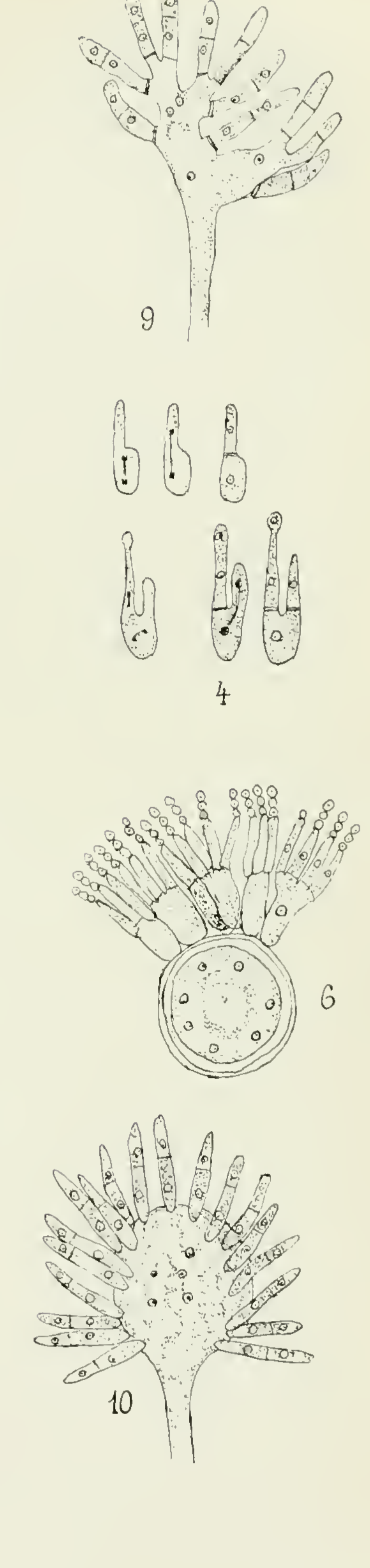
Fig. 7. — Début du développement des stérigmates secondaires.

Fig. 8. — Un conidiophore bien développé : les stérigmates dessinent un réseau à la surface du renflement.

Fig. 9. — Conidiophore dont les stérigmates vont se prolonger en filaments végétatifs, au lieu de donner des conidies.

Fig. 10. — Id. ; le cas est fréquent dans cette espèce.

Fig. 11. — Filament du mycélium.



Sterigmatocystis ochracea.

PLANCHE XXX

Sterigmatocystis ochracea Wilh.

Fig. 1. — Le mycélium qui fournit les sclérotes.

Fig. 2. — Portion du mycélium où va se produire un sclérote vu à un faible grossissement.

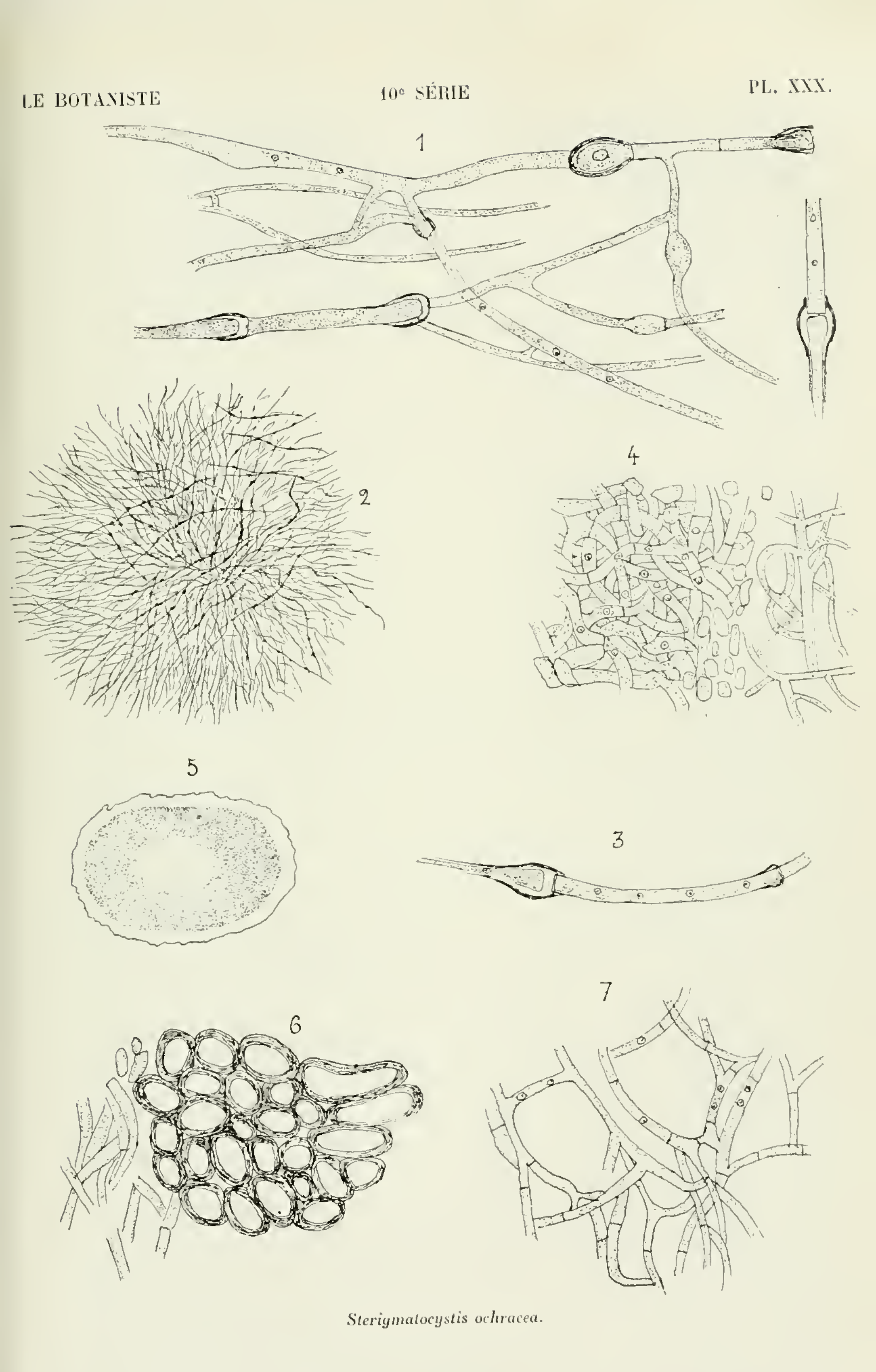
Fig. 3. — Structure d'un filament.

Fig. 4. — Section d'un sclérote pendant sa formation.

Fig. 5. — Aspect de ce sclérote.

Fig. 6. — La couche externe est formées par des hyphes à membrane mince ; puis vient un tissu compact dont les cellules ont des membranes très épaisses ; on passe insensiblement à la moelle.

Fig. 7. — Disposition des hyphes dans la moelle.



Sterigmatocystis ochracea.

PLANCHE XXXI

Sterigmatocystis nidulans Eidam.

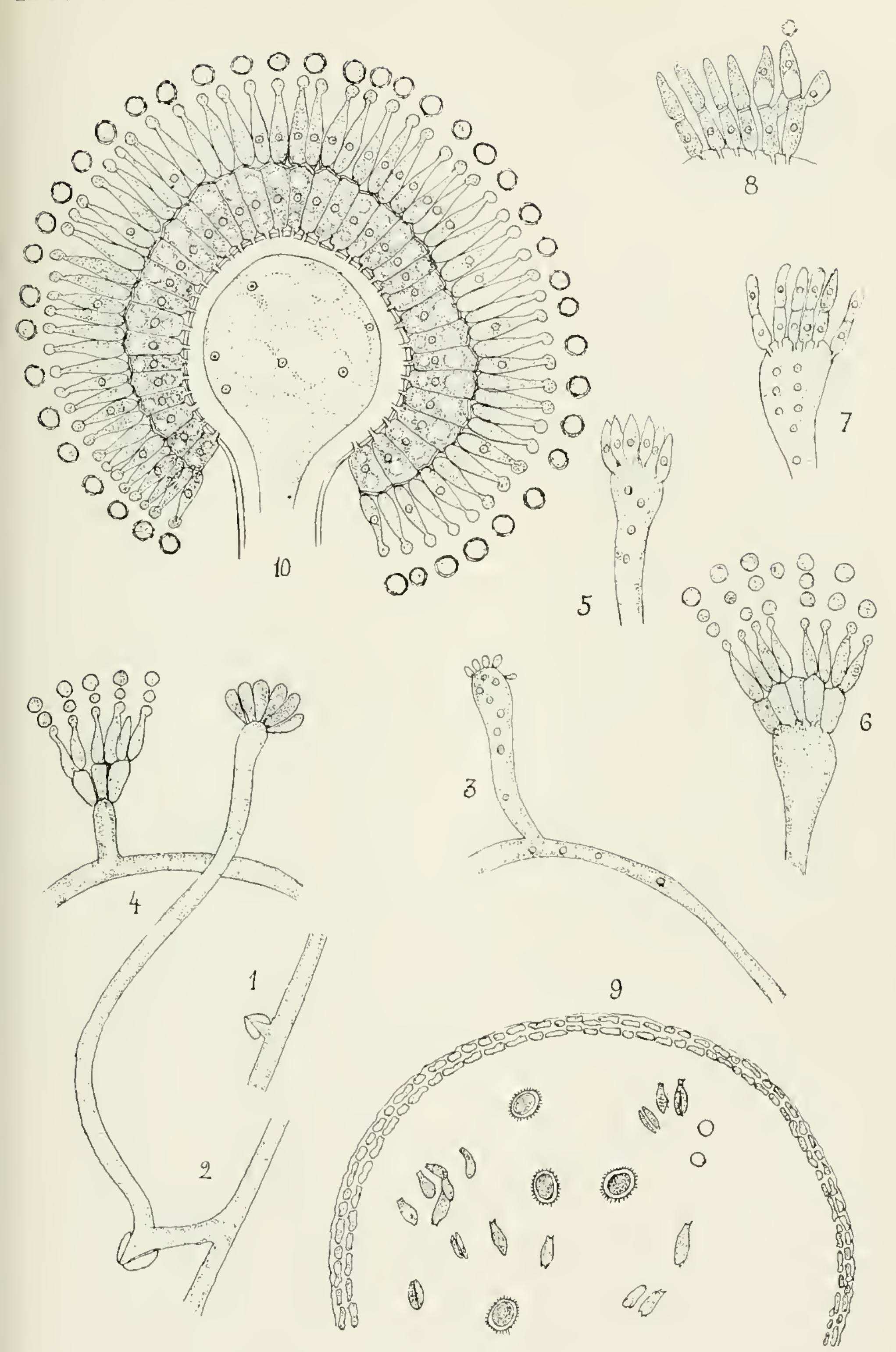
Fig. 1-2. — Germination des ascospores.

Fig. 3-8. — Formation des conidiophores. La formation des stérigmates secondaires sur les stérigmates primaires a lieu comme dans l'espèce précédente.

Fig. 9. — Section d'un périthèce à maturité.

Sterigmatocystis nigra Cramer (V. Tiegh)

Fig. 10. — Section à travers un conidiophore ; structure analogue à celle des deux espèces précédentes.



Sterigmatocystis nidulans.

PLANCHE XXXII

Monascus Barkeri Dangeard.

Fig. 1. — Conidiophores et conidies terminales.

Fig. 2. — Conidiophore qui porte à la fois des conidies et un début de périthèce.

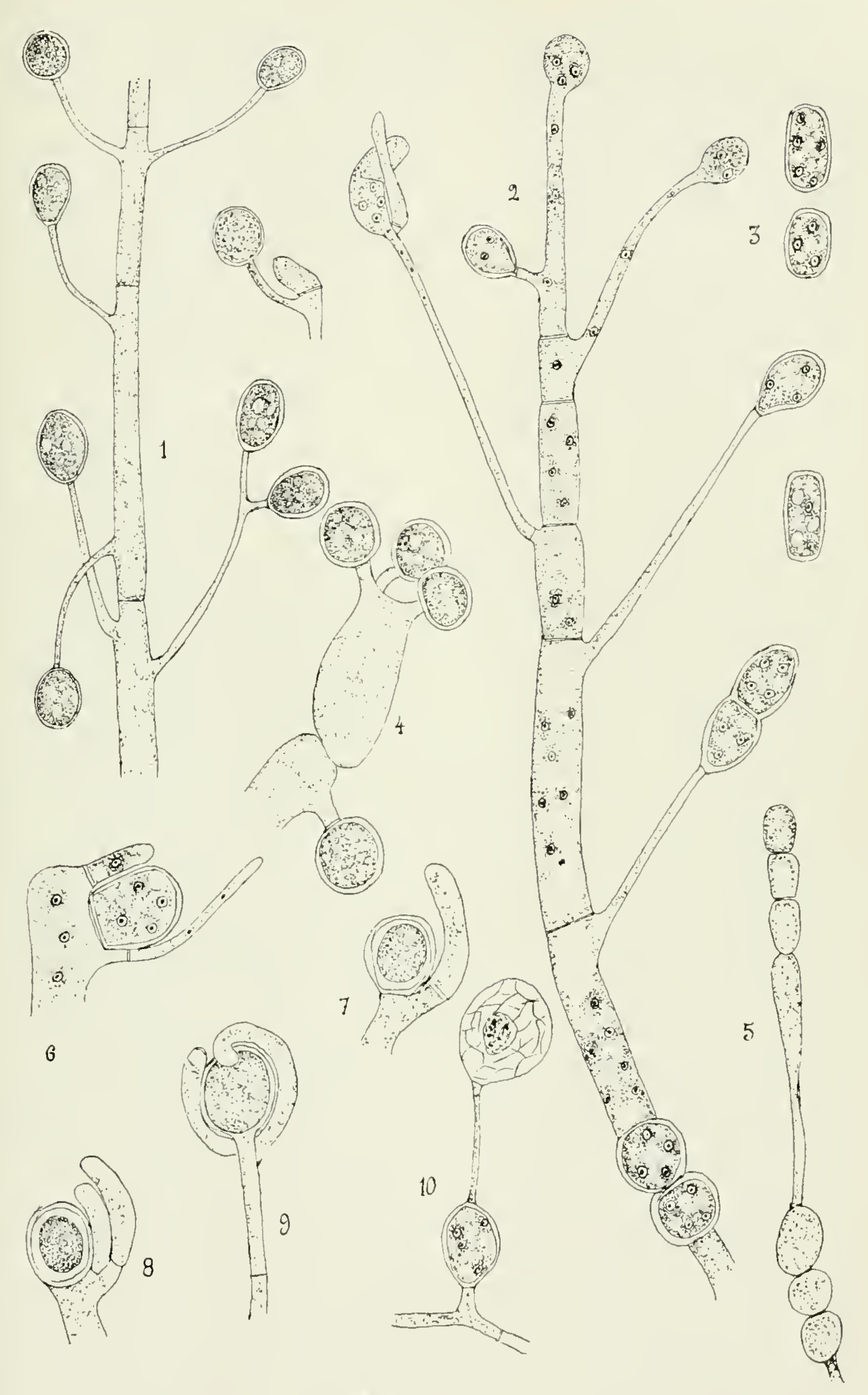
Fig. 3. — Structure de ces conidies : il s'agit en réalité d'oïdies.

Fig. 4-5. — Dispositions différentes des conidiophores.

Fig. 6. — L'ascogone s'est transformé en chlamydospore : d'un côté, on voit le trophogone ; de l'autre, se trouve un filament recouvrant.

Fig. 7-9. — Id.

Fig. 10. — Rameau ayant à la base une chlamydospore et supportant au sommet un périthèce.



Monascus Barkeri.

PLANCHE XXXIII

Monascus Barkeri Dang.

Fig. 1-5. — Le début de la formation de l'ascogone et du trophogone.

Fig. 6-9. — La dégénérescence des noyaux dans le trophogone.

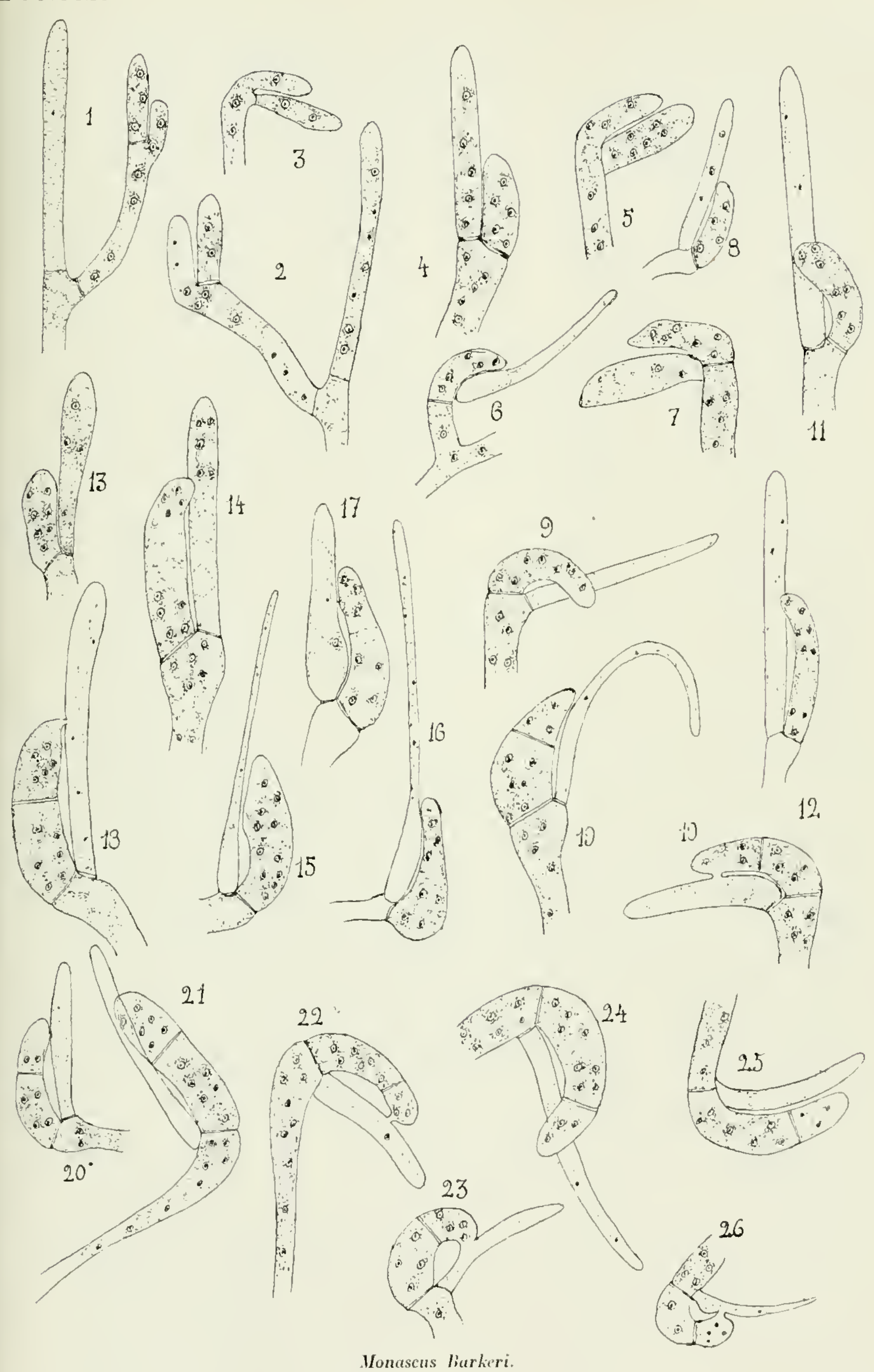
Fig. 10. — L'ascogone est cloisonné : la cellule stérile communique avec le trophogone par une anastomose.

Fig. 11-17. — Séparation des noyaux de l'ascogone en deux groupes avant le cloisonnement.

Fig. 18-24. — Mise en communication du trophogone avec la cellule stérile.

Fig. 25. — L'anastomose n'existe pas encore.

Fig. 26. — La cellule basilaire de l'ascogone ne contient que deux noyaux.



Monascus Barkeri.

PLANCHE XXXIV

Monascus Barkeri Dang.

Fig. 1. — Le trophogone est divisé en deux cellules ; l'article terminal est transformé en chlamydospore.

Fig. 2. — Le trophogone est ramifié.

Fig. 3-5. — Le trophogone est assez éloigné de l'ascogone.

Fig. 6. — Deux couples d'appareils réunis au sommet du même filament ; chacun d'eux a la disposition ordinaire.

Fig. 7. — Ascogone très allongé ; trophogone isolé et renflé à son extrémité.

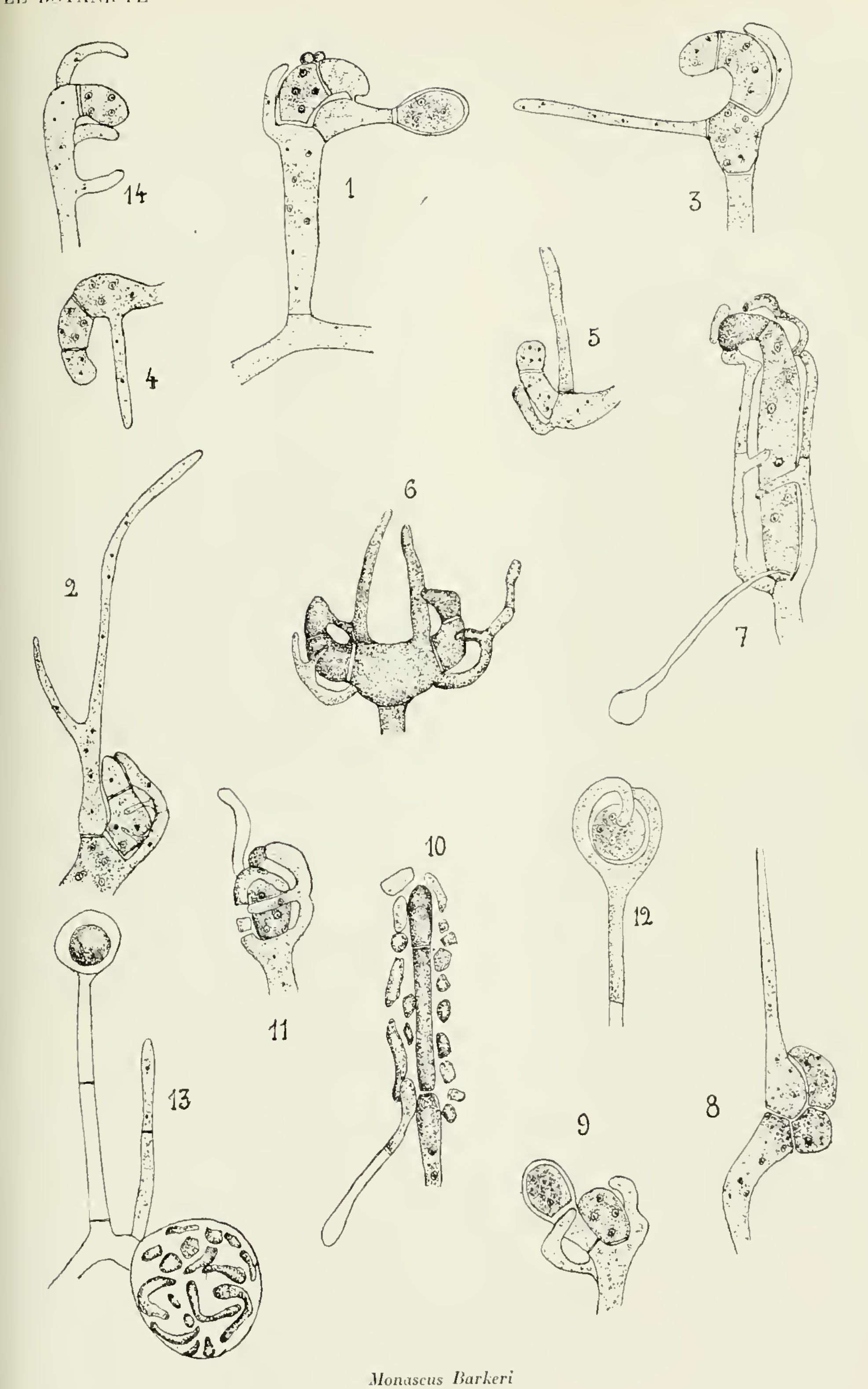
Fig. 8. — Trophogone renflé à sa base.

Fig. 9. — Trophogone avec chlamydospore.

Fig. 10. — Ascogone comme celui de la fig. 7, mais plus âgé.

Fig. 11-12. — Aspects variables.

Fig. 13. — Trophogone isolé à côté d'un périthèce mûr.



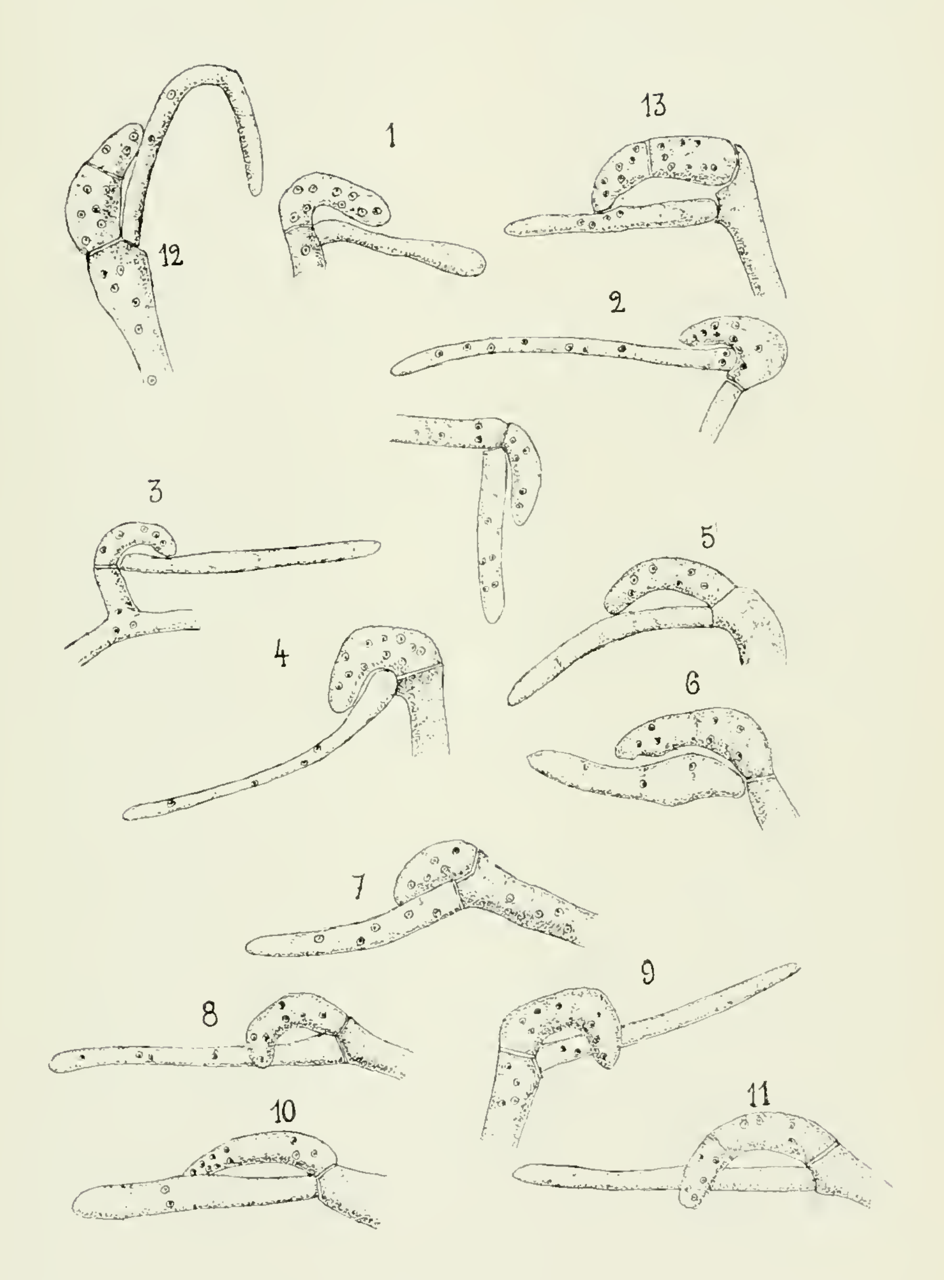
Monascus Barkeri

PLANCHE XXXV

Monascus Barkeri Dang.

Fig. 1-10. — Diverses manières d'être de l'ascogone et du trophogone avant la mise en communication des deux organes ; la structure et le nombre exact des noyaux ont été indiqués pour chaque appareil.

Fig. 11-12. — Cloisonnement de l'ascogone précédant l'anastomose.

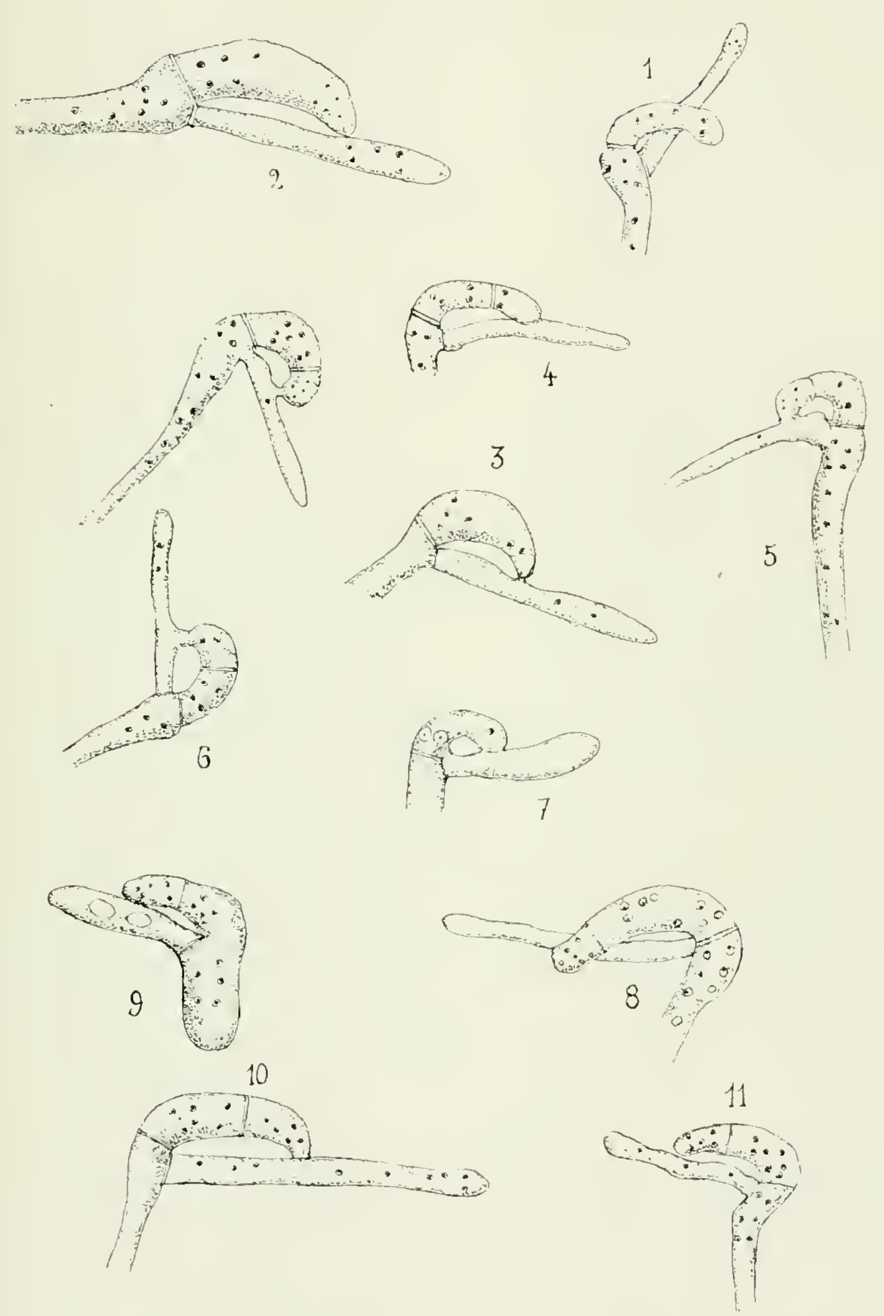


Monascus Barkeri

PLANCHE XXXVI

Monascus Barkeri Dang.

Fig. 1-2. — Stades précédant l'anastomose.
Fig. 3-7. — L'anastomose s'établit entre le trophogone et la cellule stérile.
Fig. 8-11. — Le cloisonnement précède de très peu l'anastomose.



Monascus Barkeri.

PLANCHE XXXVII

Monascus Barkeri Dang.

Fig. 1-6. — La cellule basilaire de l'ascogone se renfle et le premier rameau recouvrant apparaît.

Fig. 7-10. — La première assise de la paroi du périthèce se constitue autour de la cellule basilaire de l'ascogone.

Fig. 11-17. — L'assise de la paroi se trouve renforcée en dedans par une seconde, puis par une troisième assise ; au centre, la cellule fertile n'a pas modifié sensiblement son contenu.



Monascus Barkeri.

PLANCHE XXXVIII

Monascus Barkeri Dang.

Fig. 1-4. — L'ascogone se cloisonne en articles pendant que les assises transitoires commencent à se désagréger.

Fig. 5-8. — Les assises transitoires forment une gelée au milieu de laquelle se trouvent les articles de l'ascogone.

Fig. 9-10. — Hyphes ascogènes et diplogamètes.

Fig. 11. — Diplogamètes, œufs et asques dispersés au milieu de la gelée.

Fig. 12-14. — Section de périthèces à différents états.

---

1 2 3 4

5 6 7 8

9 10 11

12 13 14



Monascus Barkeri.

PLANCHE XXXIX

Monascus purpureus Went.

Fig. 1-2. — Structure de l'ascogone et du trophogone dans cette espèce.

Fig. 3. — Trois couples groupés au voisinage sur le même filament.

Fig. 4. — L'ascogone se développe à la surface d'un trophogone cloisonné.

Fig. 5. — Trophogone dont les noyaux ont disparu ; ascogone cloisonné avant toute anastomose.

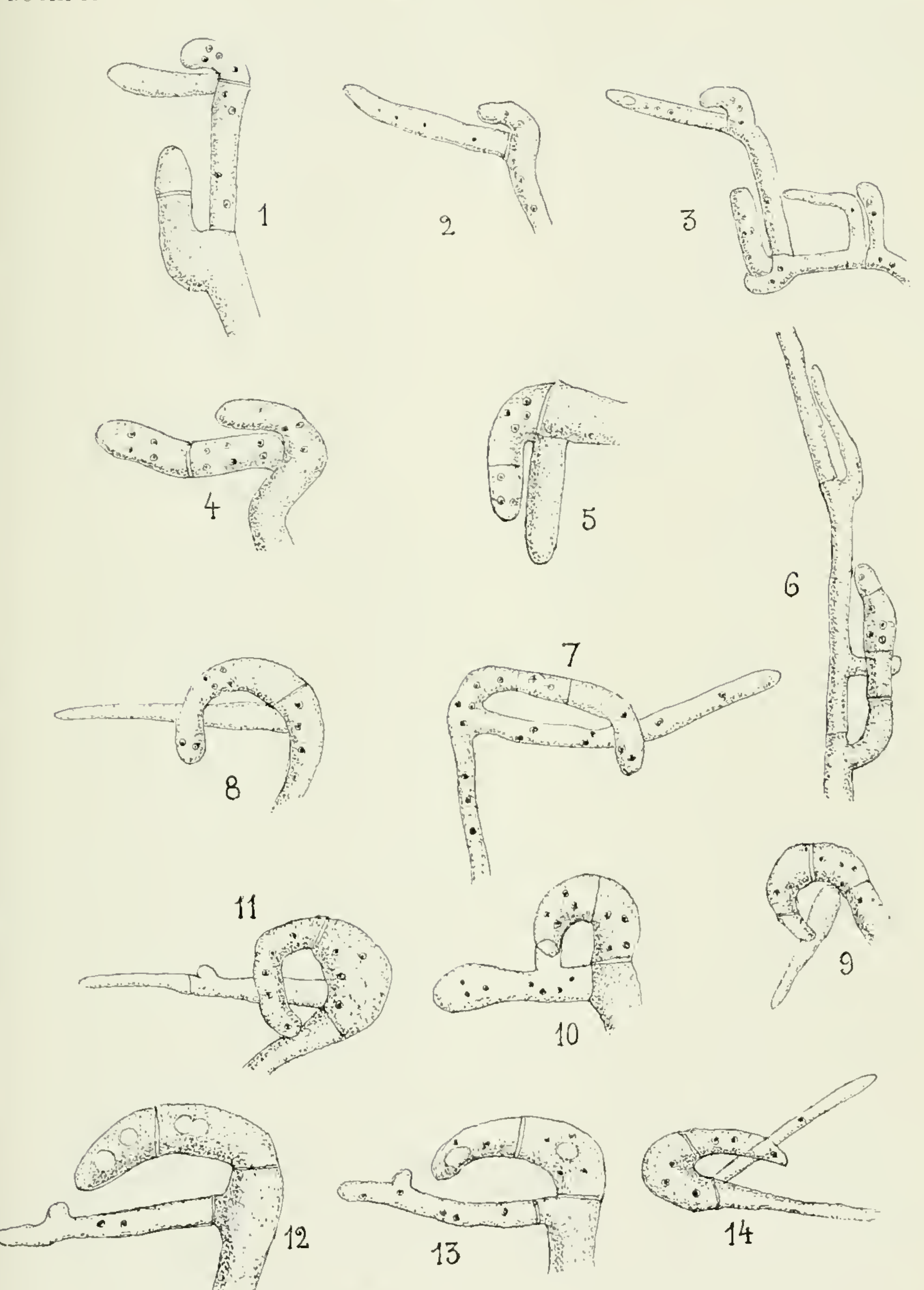
Fig. 6. — Ascogone sur un rameau latéral.

Fig. 7. — Le trophogone est très long ; sa cloison basilaire n'a pas été figurée dans le dessin.

Fig. 8-11. — Mise en contact du trophogone et de l'ascogone.

Fig. 12-13. — L'ascogone est cloisonné ; une papille se montre sur le trophogone du côté de la cellule stérile.

Fig. 14. — L'ascogone est cloisonné ; le trophogone montre encore la trace d'un élément nucléaire.



Monascus purpureus.

PLANCHE XL

Monascus purpureus Went.

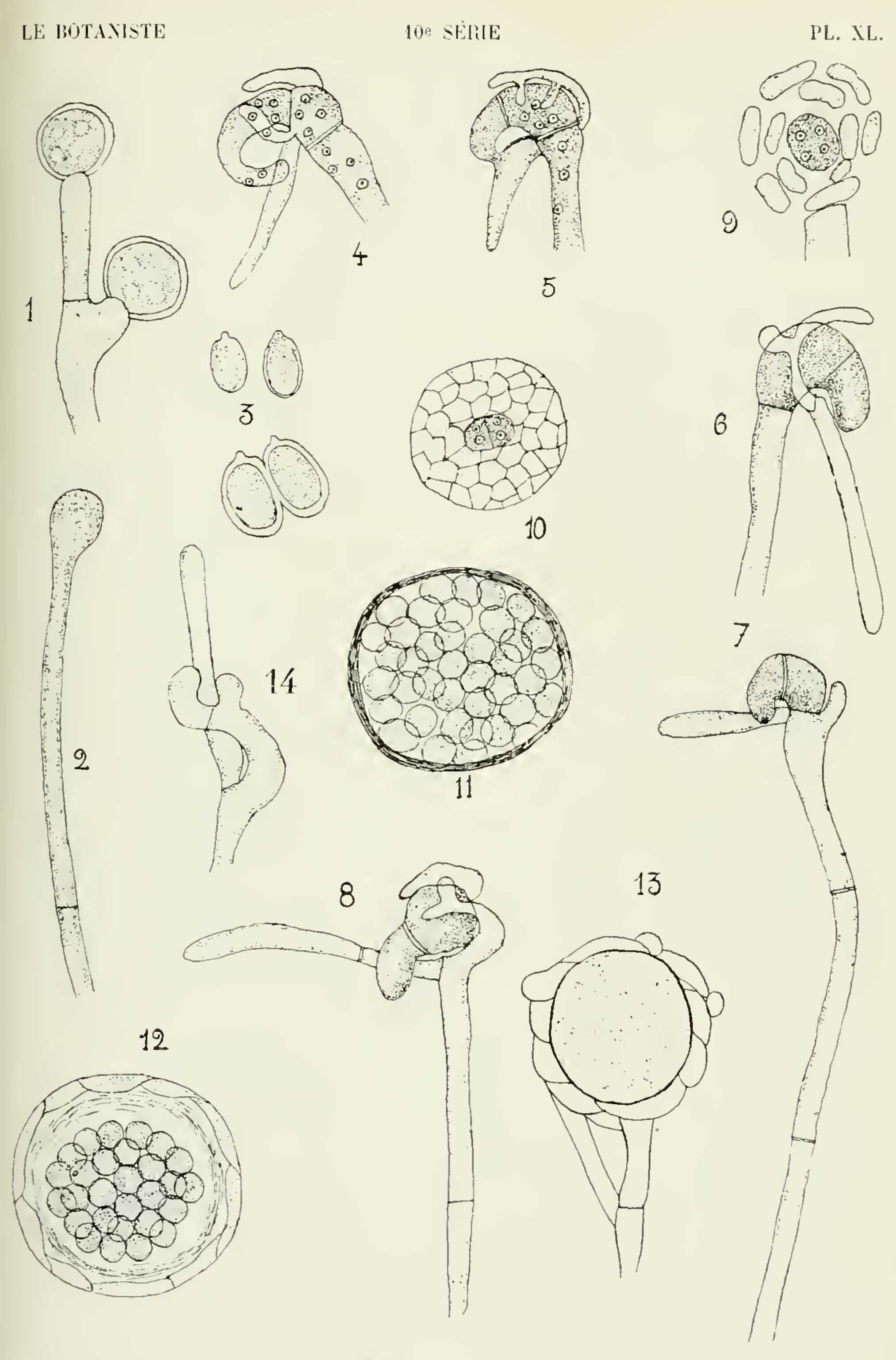
Fig. 1-3. — Conidiophores et conidies.

Fig. 4-8. — Apparition des filaments recouvrants.

Fig. 9-10. — Formation de la paroi du périthèce ; au centre, l'ascogone qui commence à se diviser.

Fig. 11-13. — Les périthèces à maturité ; les spores des différents asques sont libres dans la substance gélatineuse provenant des assises transitoires.

Fig. 14. — Un ascogone qui semble se dichotomiser autour du trophogone.

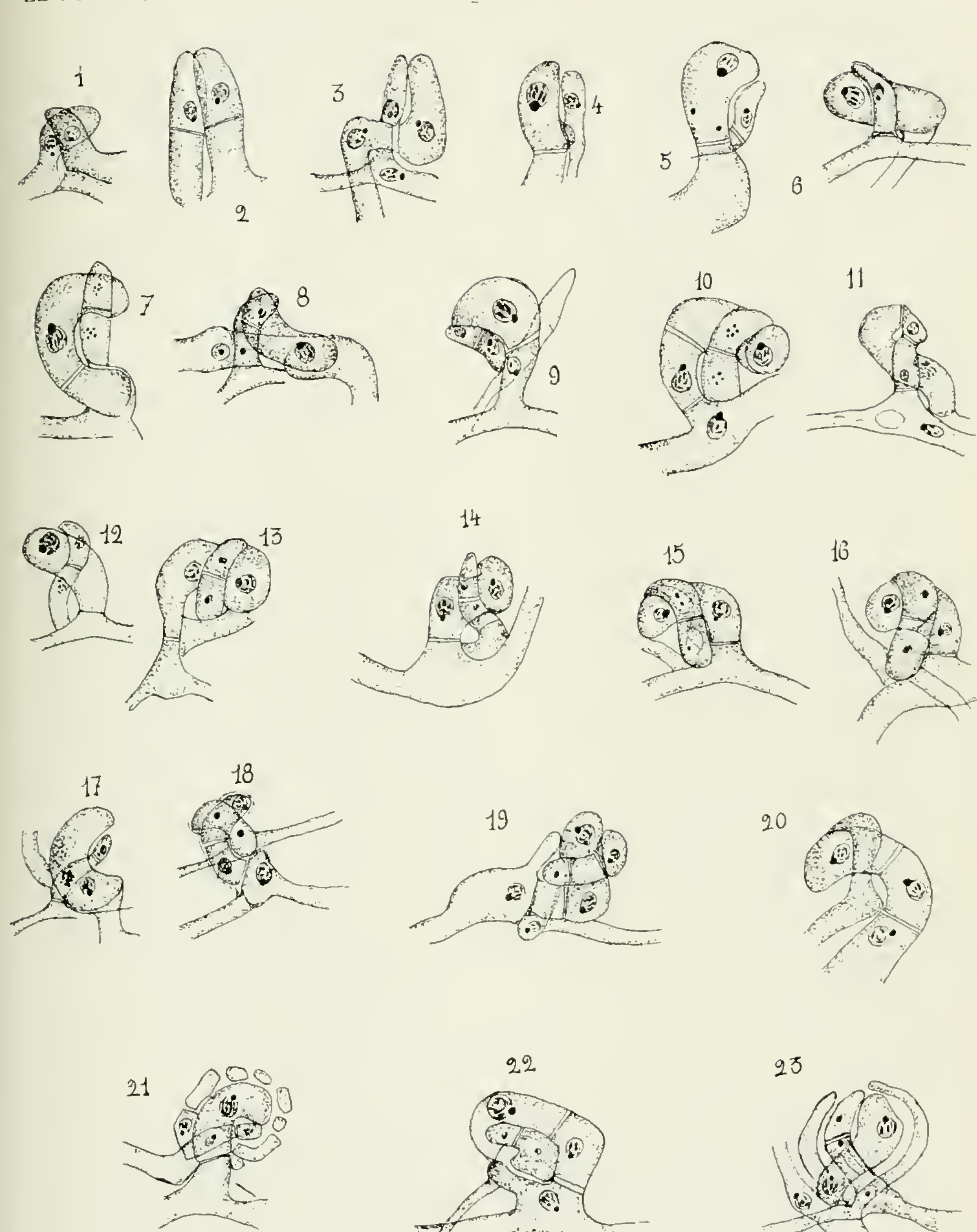


Monascus purpureus.

PLANCHE XLI

Erysiphe Martii Lév.

Fig. 1-2. — L'ascogone et le trophogone sont de même grosseur.
Fig. 3-5. — L'ascogone et le trophogone sont de taille différente.
Fig. 6. — La cellule du trophogone n'est pas encore cloisonnée.
Fig. 7-9. — Le trophogone comprend deux cellules.
Fig. 10. — L'ascogone est cloisonné.
Fig. 11-12. — Position différente du noyau de l'ascogone.
Fig. 13-16. — Le noyau de l'ascogone s'est divisé : les noyaux du trophogone sont en dégénérescence.
Fig. 17-20. — Aspects et dispositions variables.
Fig. 21. — Les filaments recouvrants forment la première assise du périthèce ; les noyaux du trophogone sont encore nettement visibles.
Fig. 22. — Même constatation avec un ascogone bicellulaire.
Fig. 23. — Id. ; avec un ascogone dont le noyau s'est divisé.



Erysiphe Martii

PLANCHE XLII

Erysiphe Martii Lév.

Fig. 1. — Les noyaux du trophogone sont nettement visibles : l'ascogone est entouré par deux filaments recouvrants dont l'un se détache de la base du rameau et l'autre du sommet de la cellule basilaire.

Fig. 2. — Même stade ; noyaux du trophogone visibles ; deux noyaux dans l'ascogone.

Fig. 3-4. — Inégalité des noyaux dans l'ascogone.

Fig. 5-14. — La marche du cloisonnement dans l'ascogone ; ses différents aspects : formation des assises du périthèce.

Fig. 15. — Les articles de l'ascogone se dissocient et perdent leur disposition primitive.

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15

Erysiphe Martii.

PLANCHE XLIII

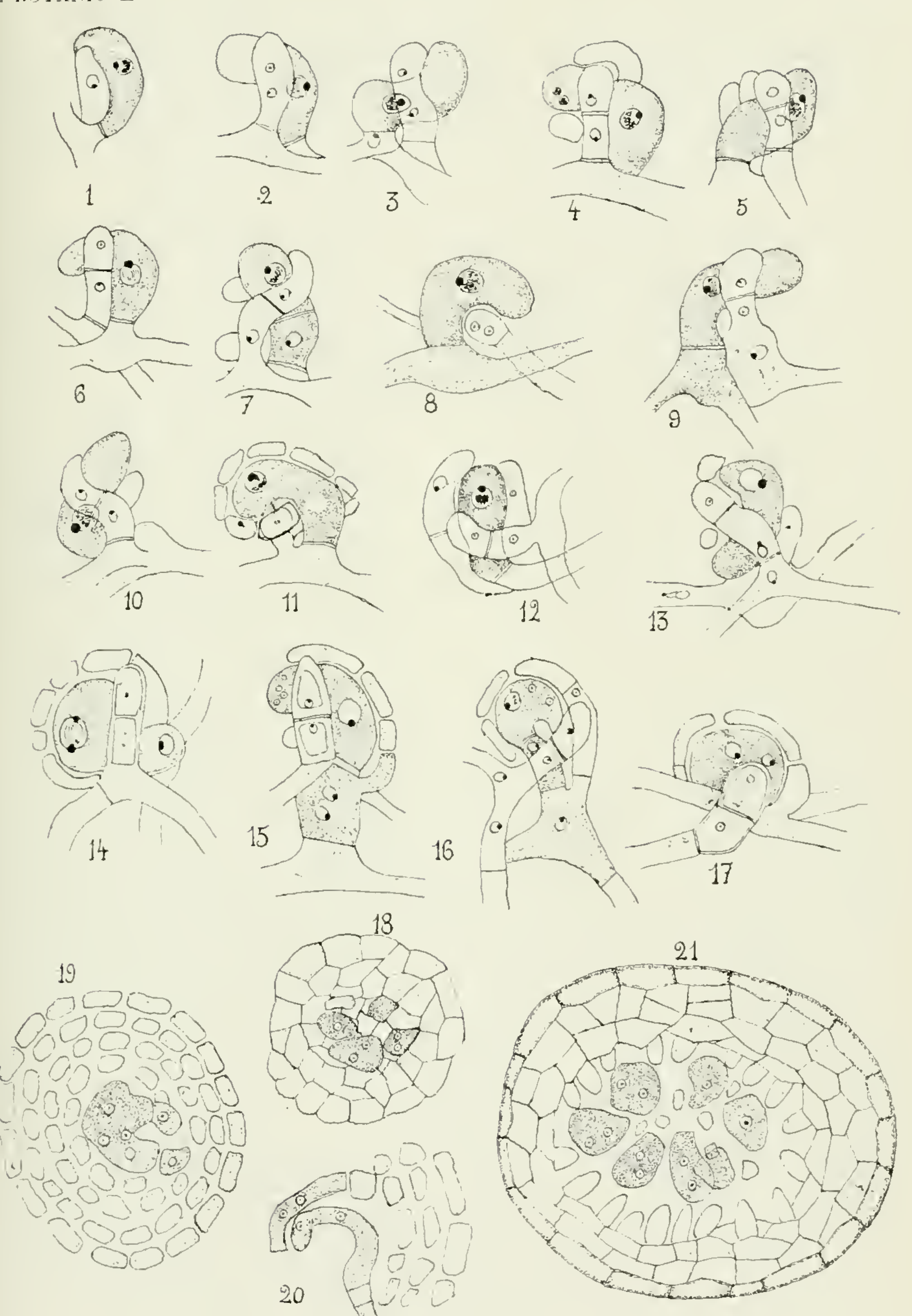
Erysiphe Martii Lév.

Fig. 1-10. — Divers aspects du trophogone et de l'ascogone avant et pendant la formation des filaments recouvrants.

Fig. 11-17. — Id. ; pendant la formation des filaments recouvrants. Les noyaux continuent d'être nettement visibles dans le trophogone.

Des corpuscules chromatiques se trouvent parfois dans l'ascogone (fig. 4, 16) ; ils ne peuvent être confondus avec des éléments nucléaires.

Fig. 18-21. — Stades successifs de la formation du périthèce.



Erysiphe Martii.

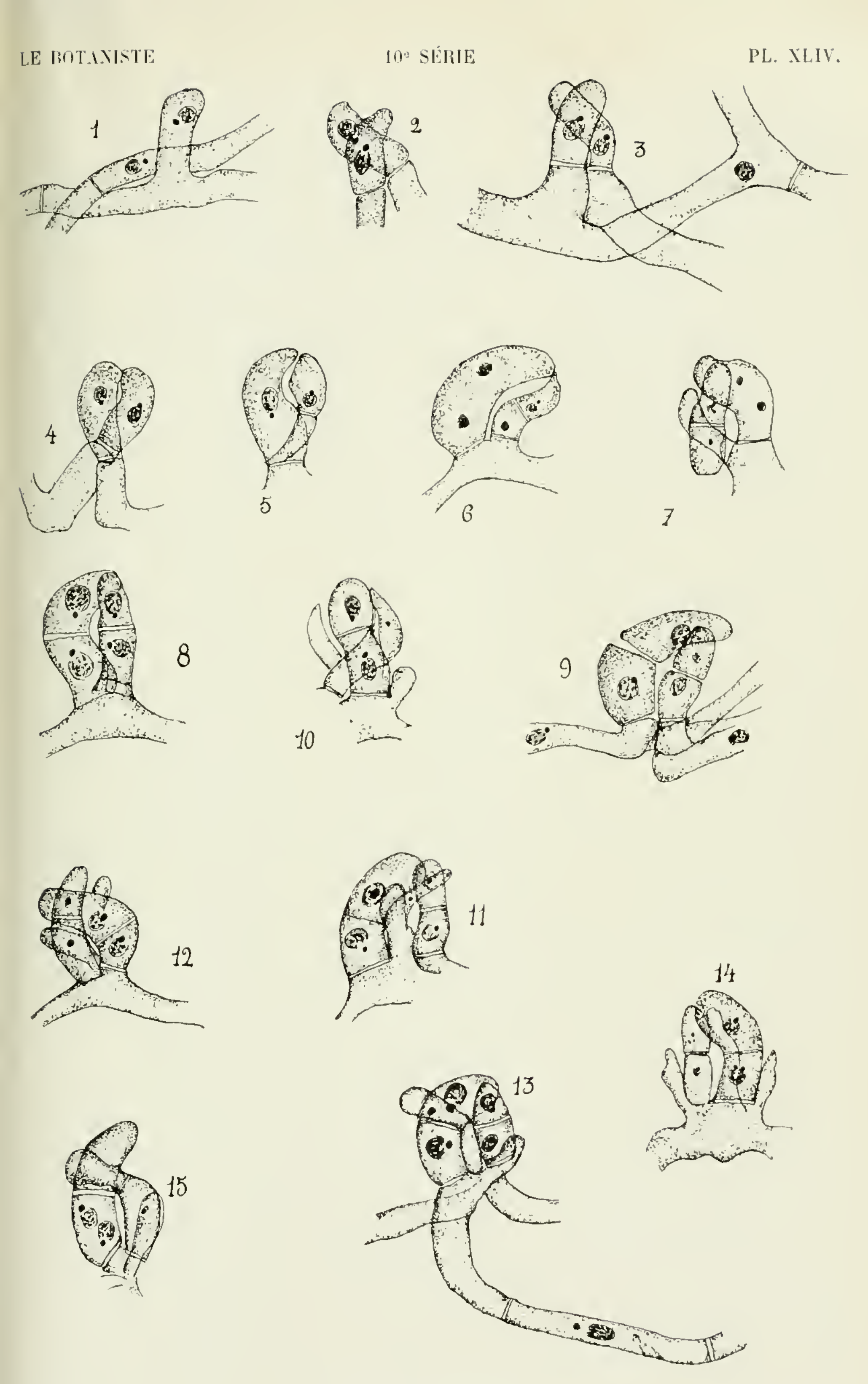
PLANCHE XLIV

Erysiphe Cichoracearum D. C.

Fig. 1-2. — L'ascogone et le trophogone sont de même grosseur.

Fig. 3-9. — L'ascogone et le trophogone deviennent bicellulaires : dans la fig. 6, le trophogone semble porté par le même filament que l'ascogone, ce qui est une erreur.

Fig. 10-15. — Les filaments recouvrants commencent à entourer l'ascogone ; cependant les noyaux du trophogone sont d'ordinaire encore nettement visibles.

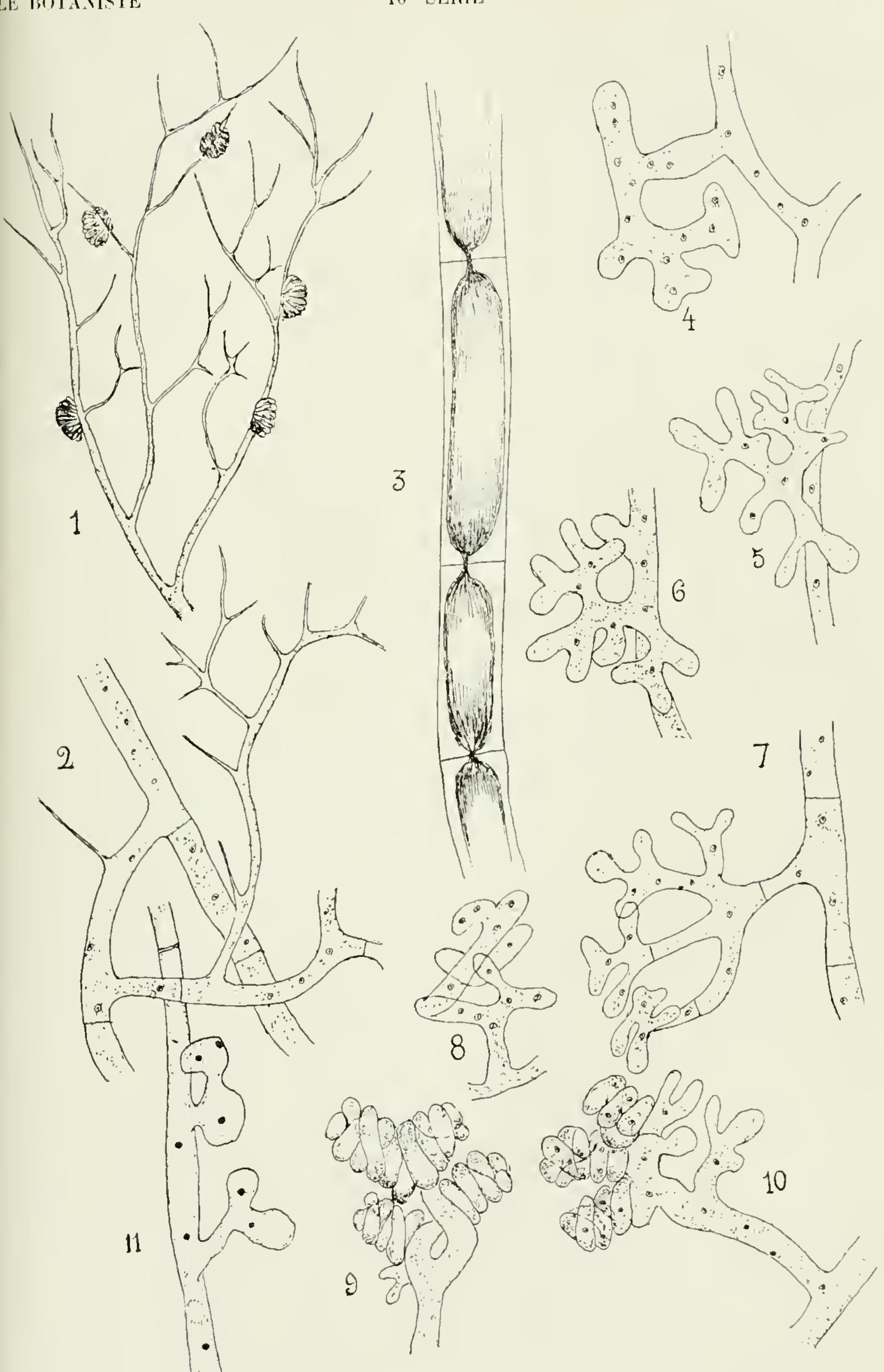


Erysiphe Cichoracearum.

PLANCHE XLV

Ascodesmis nigricans V. Tiegh.

FIG. 1-2. — Portion du mycélium.
FIG. 3. — Communications protoplasmiques.
FIG. 4-11. — Divers stades de la formation du périthèce.



Ascodesmis nigricans.

PLANCHE XLVI

Ascodesmis nigricans V. Tiegh.

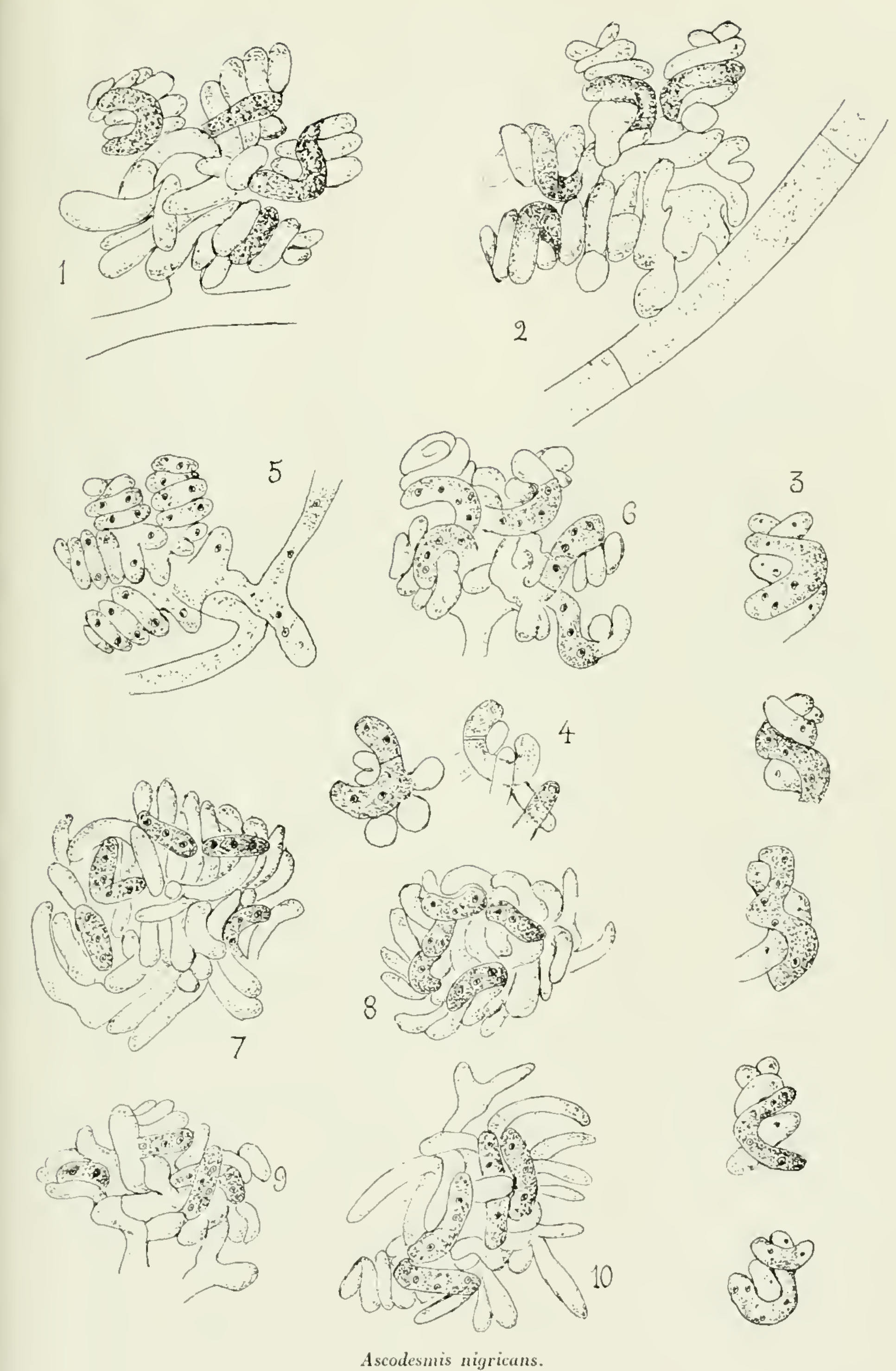
Fig. 1-2. — Jeunes périthèces avec les couples provenant chacun de l'enroulement d'un ascogone et d'un trophogone.

Fig. 3. — Structure différente de l'ascogone et du trophogone.

Fig. 4. — Début de l'enroulement.

Fig. 5-6. — Les couples sont à deux stades différents.

Fig. 7-10. — Les cellules basilaires des ascogones seules se détachent dans la masse du pseudo-parenchyme.



Ascodesmis nigricans.

PLANCHE XLVII

Ascodesmis nigricans V. Tiegh.

Fig. 1. — Un buisson avec trois couples.

Fig. 2-3. — Schéma indiquant le mode de ramification des éléments qui fournissent les ascogones et les trophogones.

Fig. 4-13. — Divers stades montrant les relations du trophogone et de l'ascogone ; celui-ci se divise en une cellule supérieure stérile et une cellule inférieure fertile. Les noyaux du trophogone et ceux de la cellule stérile se détruisent sur place. Tout se passe comme dans le *Monascus Barkeri*.

Fig. 14-15. — Stades plus âgés.





Ascodesmis nigricans

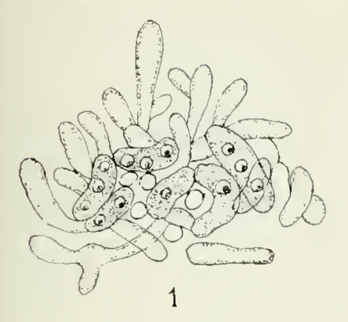
PLANCHE XLVIII

Ascodesmis nigricans V. Tiegh.

Fig. 1-5. — Jeunes périthèces ; formation des asques et des paraphyses.

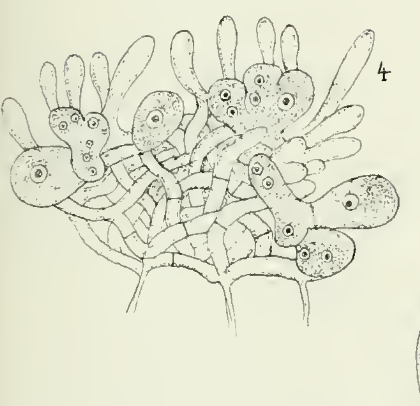
Fig. 8. — Le noyau double de copulation en division.

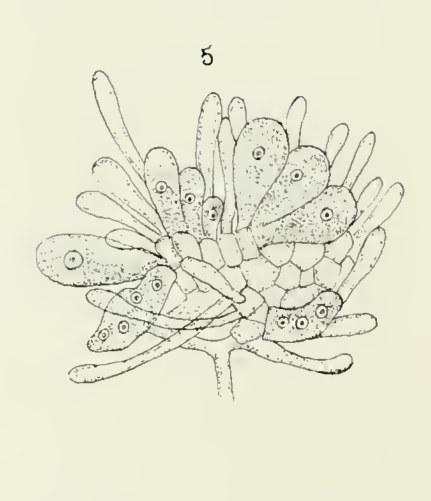
Fig. 6-7. — Sections à travers des périthèces au moment de la formation des spores dans l'asque.

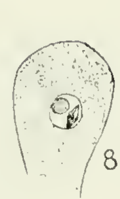


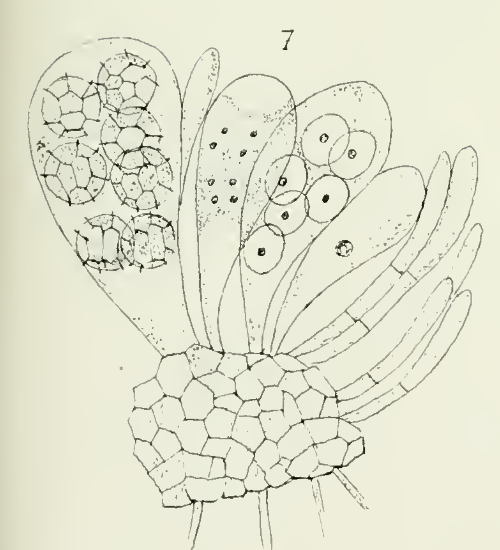


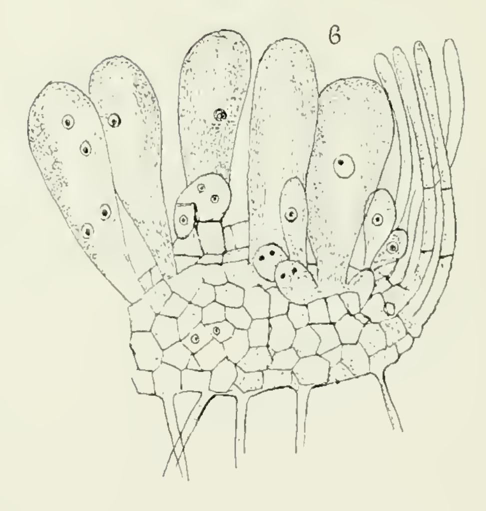










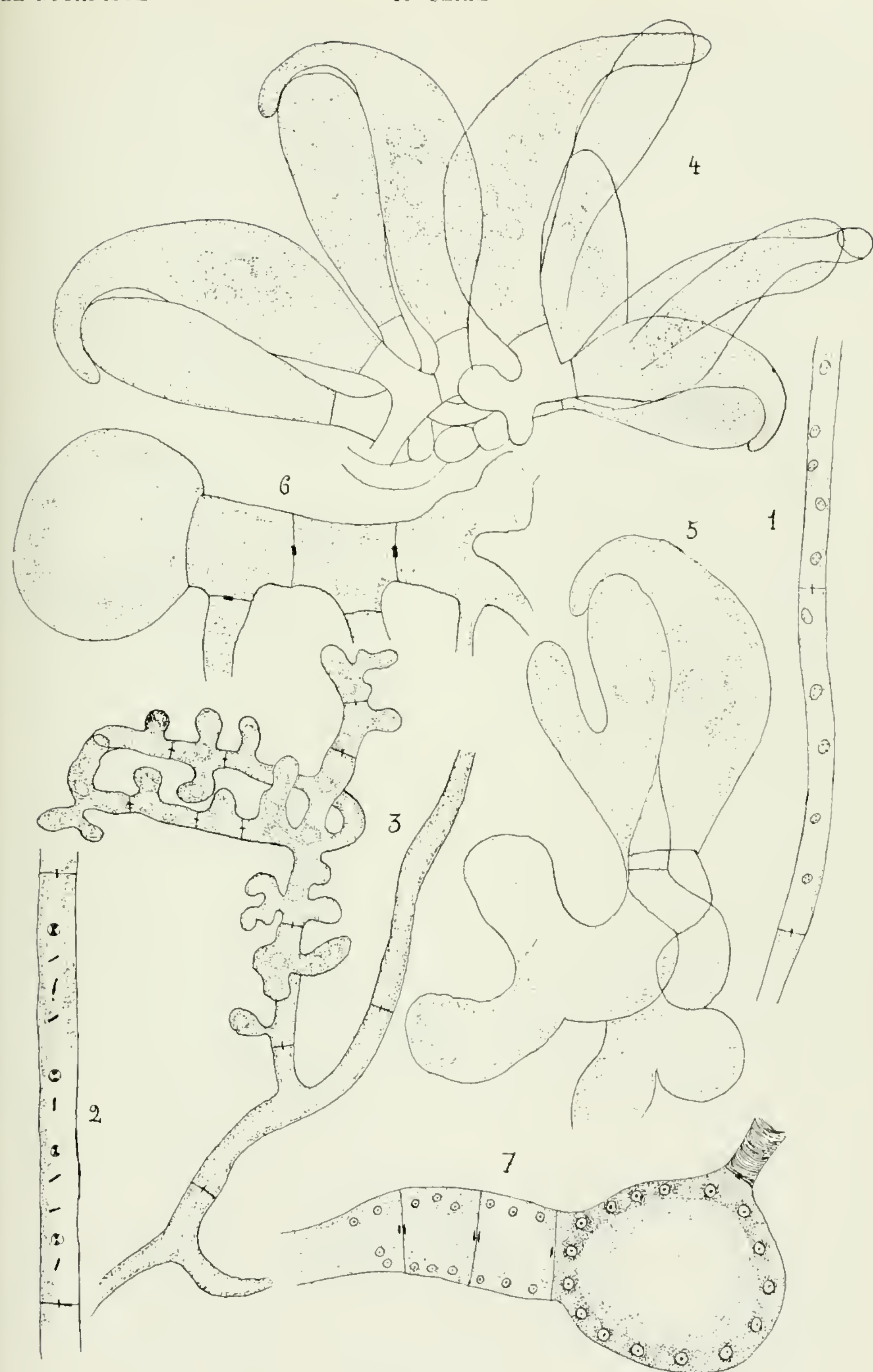


Ascodesmis nigricans.

PLANCHE XLIX

Pyronema confluens Persoon.

Fig. 1. — Structure d'un filament du thalle.
Fig. 2. — Disques chromatiques dans le cytoplasme.
Fig. 3. — Début de la ramification qui fournira les rosettes.
Fig. 4. — Formation des couples sur une rosette.
Fig. 5. — Un couple isolé.
Fig. 6-7. — Un ascogone et ses cellules basilaires ; on voit nettement les bouchons gélatineux chromatiques qui obstruent le pore central.



Pyronema confluens.

PLANCHE L

Pyronema confluens Persoon.

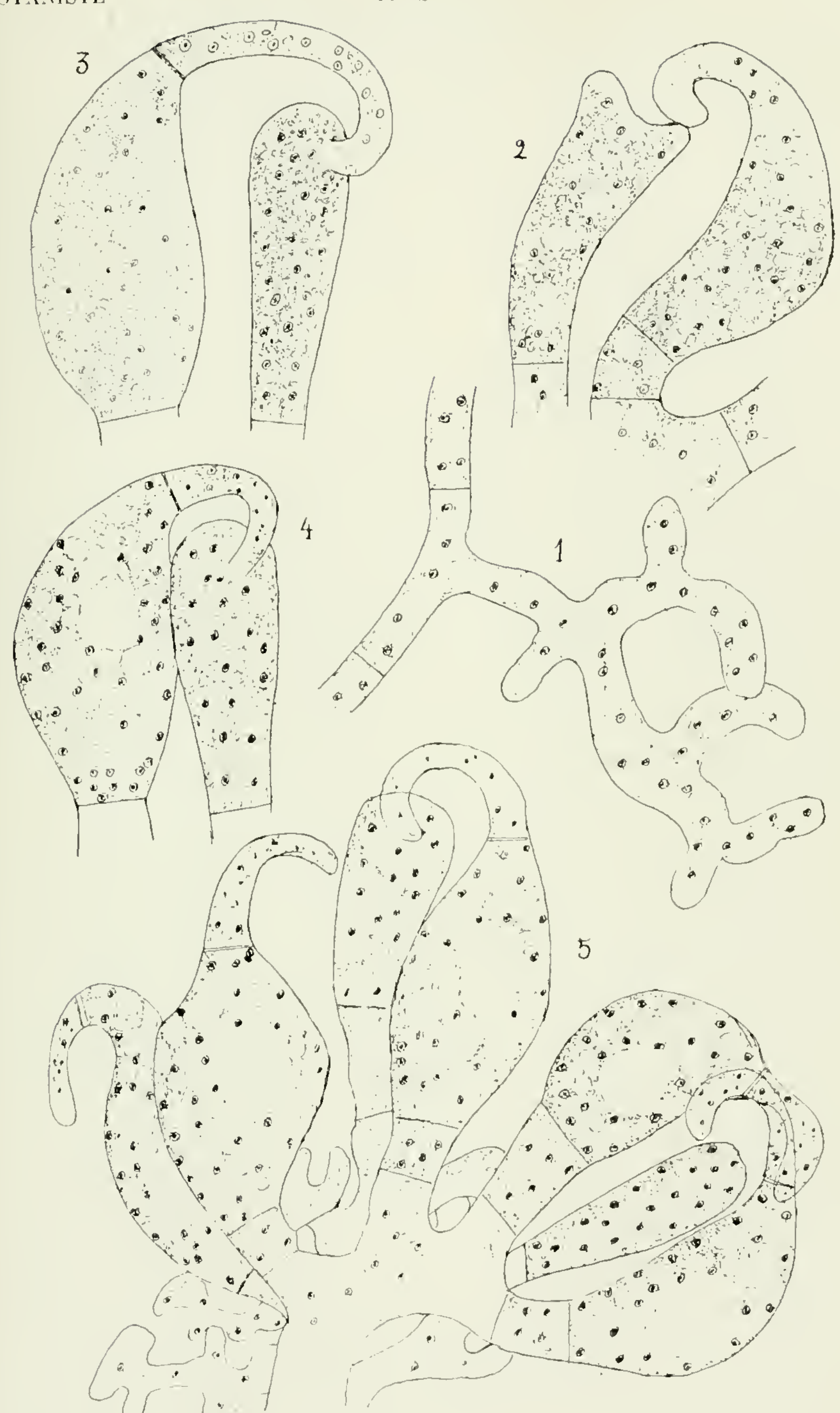
Fig. 1. — Début de ramification d'une rosette.

Fig. 2. — Structure du trophogone et de l'ascogone avant l'anastomose.

Fig. 3. — Une cloison a isolé le tube connecteur de l'ascogone avant la mise en communication.

Fig. 4. — Structure du trophogone et de l'ascogone après l'anastomose.

Fig. 5. — Portion de rosette avec des couples en formation : on voit sur le côté deux tubes connecteurs qui vont se mettre en communication avec un trophogone unique.



Pyronema confluens.

PLANCHE LI

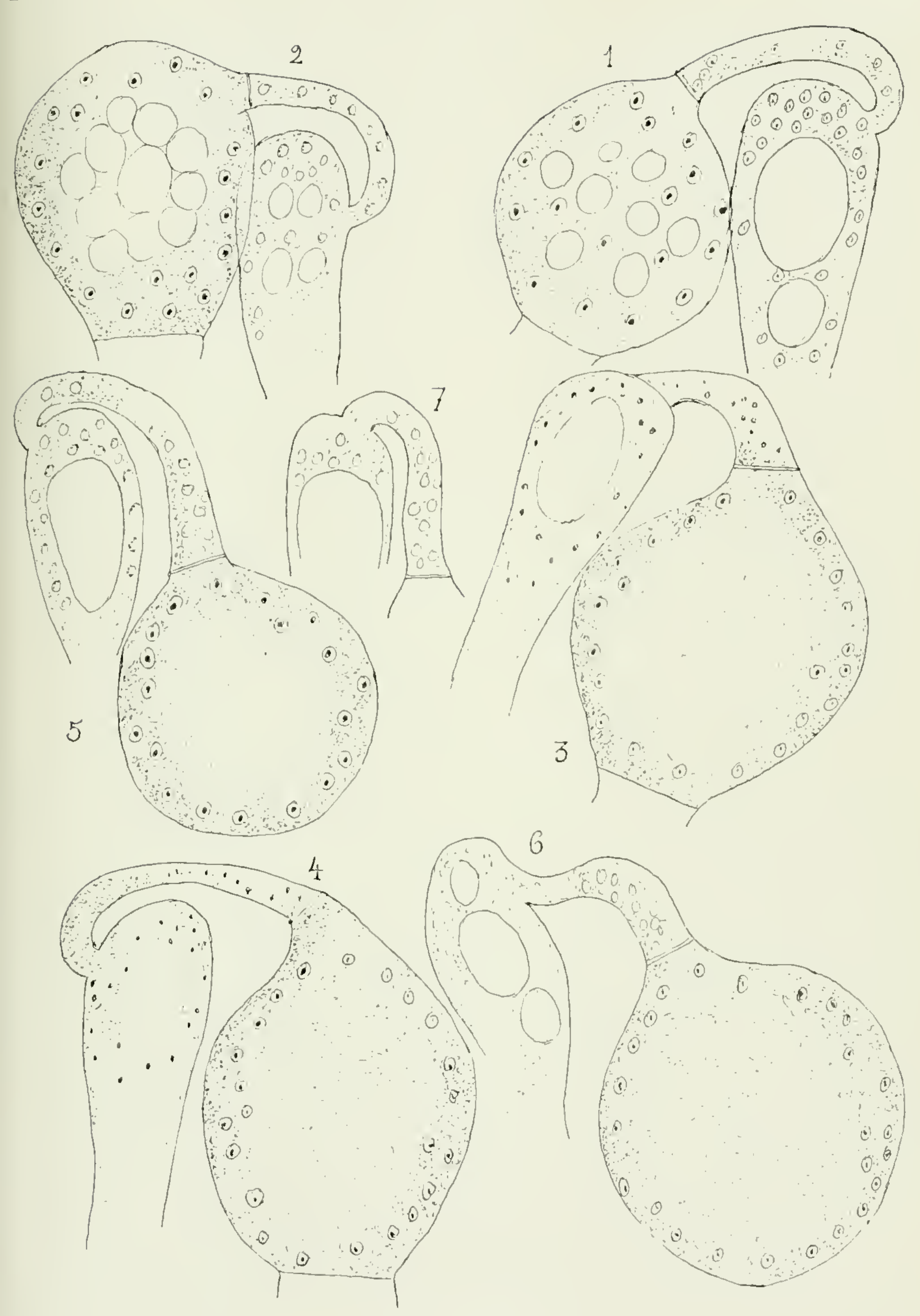
Pyronema confluens Persoon.

Fig. 1. — La cellule basilaire de l'ascogone augmente de volume et s'arrondit ; ses noyaux sont encore dispersés dans toute la masse ; nombreuses vacuoles.

Fig. 2. — Les vacuoles se groupent au centre de l'ascogone ; les noyaux se portent vers la périphérie ; ils deviennent riches en chromatine ; leur volume augmente.

Le phénomène inverse se produit pour les noyaux du tube connecteur et du trophogone.

Fig 3-7. — Le cytoplasme forme dans l'ascogone une couche pariétale dense qui renferme les noyaux : la dégénérescence des noyaux du tube connecteur et du trophogone s'accentue de plus en plus.



Pyronema confluens.

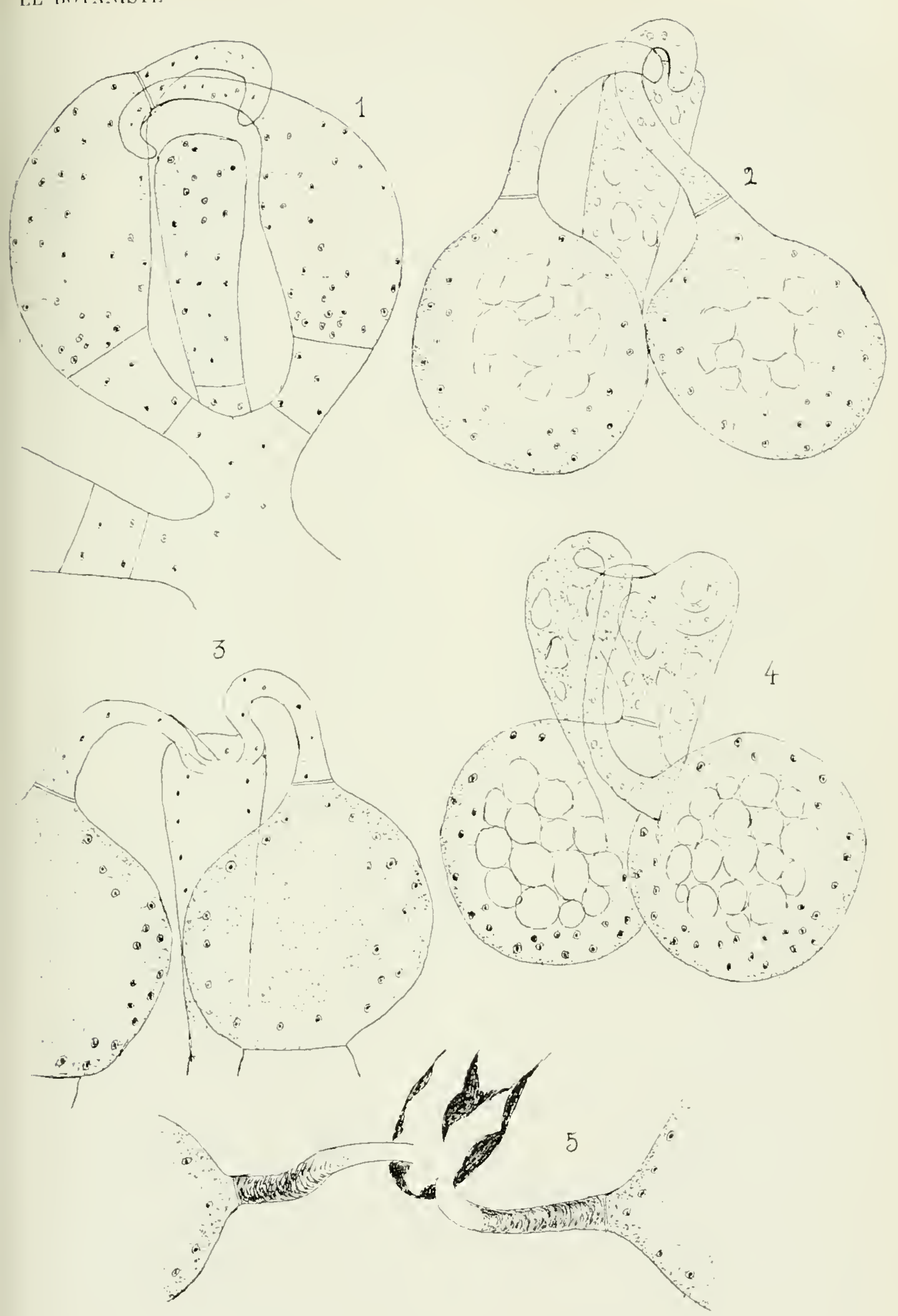
PLANCHE LII

Fig. 1. — Un trophogone unique pour deux ascogones.

Fig. 2. — Id. : l'anastomose des tubes connecteurs avec le trophogone est effectuée.

Fig. 3-4. — Autres exemples : les changements qui se produisent dans les ascogones et le trophogone sont exactement semblables à ceux qui se succèdent dans les couples ordinaires.

Fig. 5. — Stade plus avancé ; les tubes connecteurs et le trophogone ne renferment plus qu'une substance gélatineuse chromatique.



Pyronema confluens.

PLANCHE LIII

Pyronema confluens Persoon.

Fig. 1-2. — La dégénérescence des noyaux est complète dans le tube connecteur et dans le trophogone.

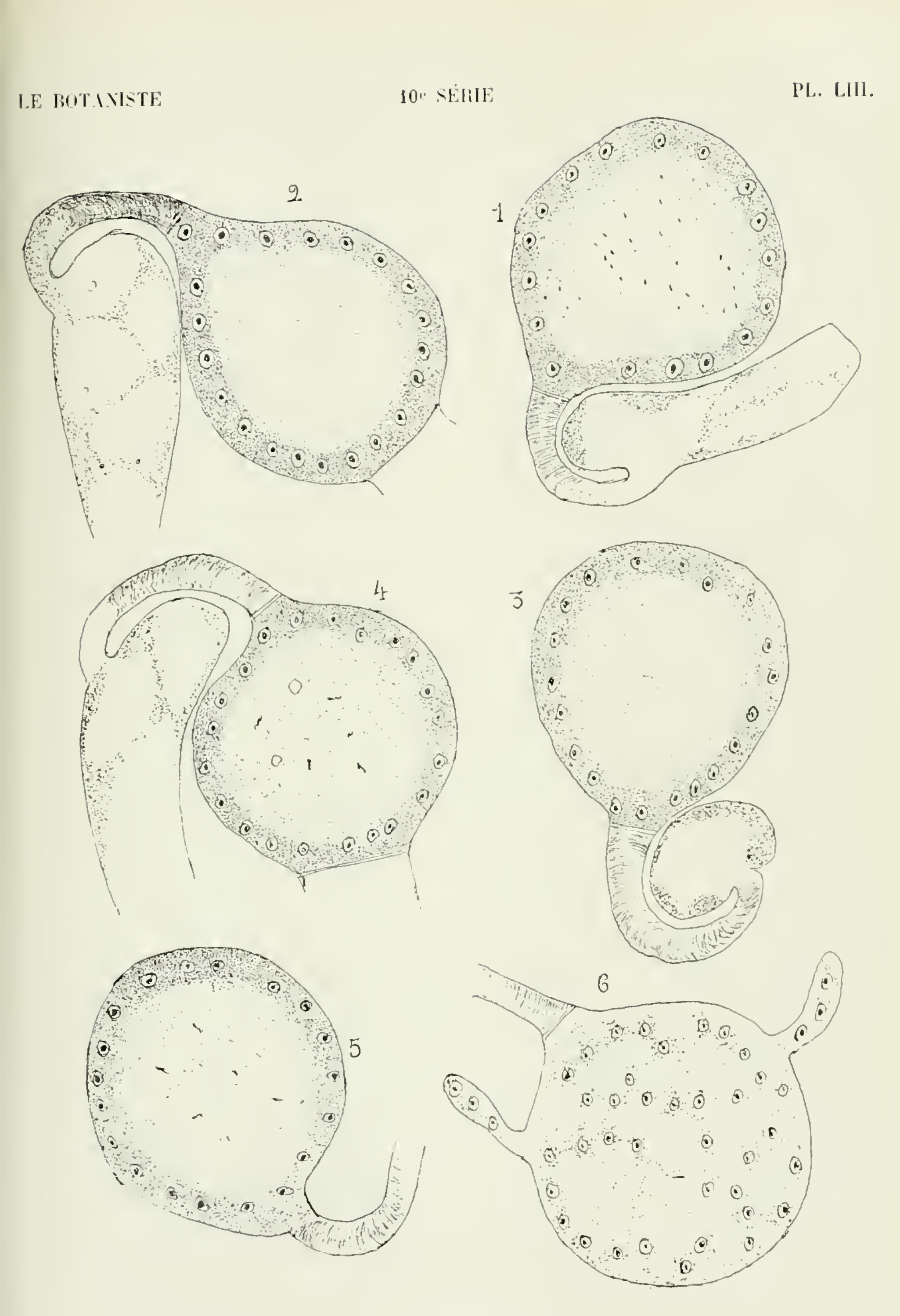
La cloison basilaire a son pore oblitéré par un bouchon gélatineux.

Le tube connecteur est rempli d'une gelée chromatique striée.

Fig. 3-5. — Même disposition ; les noyaux de l'ascogone sont rangés dans la couche pariétale de cytoplasme ; au centre, on rencontre un plus ou moins grand nombre de disques chromatiques.

Le bouchon gélatineux qui obture le pore de la cloison basilaire n'a pas été figuré, mais il existe.

Fig. 6. — L'ascogone bourgeonne les premières hyphes ascogènes.



Pyronema confluens.

PLANCHE LIV

Pyronema confluens Persoon.

Fig. 1. — La première division du noyau de l'asque.

Fig. 2. — Seconde mitose au stade de la plaque équatoriale.

Fig. 3. — Stade de repos après la seconde mitose ; centrosomes en dehors de la membrane nucléaire.

Fig. 4-6. — Troisième mitose au stade de la plaque équatoriale.

Fig. 7. — Un centrosome au contact du noyau double de l'asque.

Fig. 8. — Reconstitution des noyaux frères à la seconde mitose.

Fig. 9. — Apparence des centrosomes après la seconde mitose.

Fig. 10. — Plaques équatoriales vues de face.

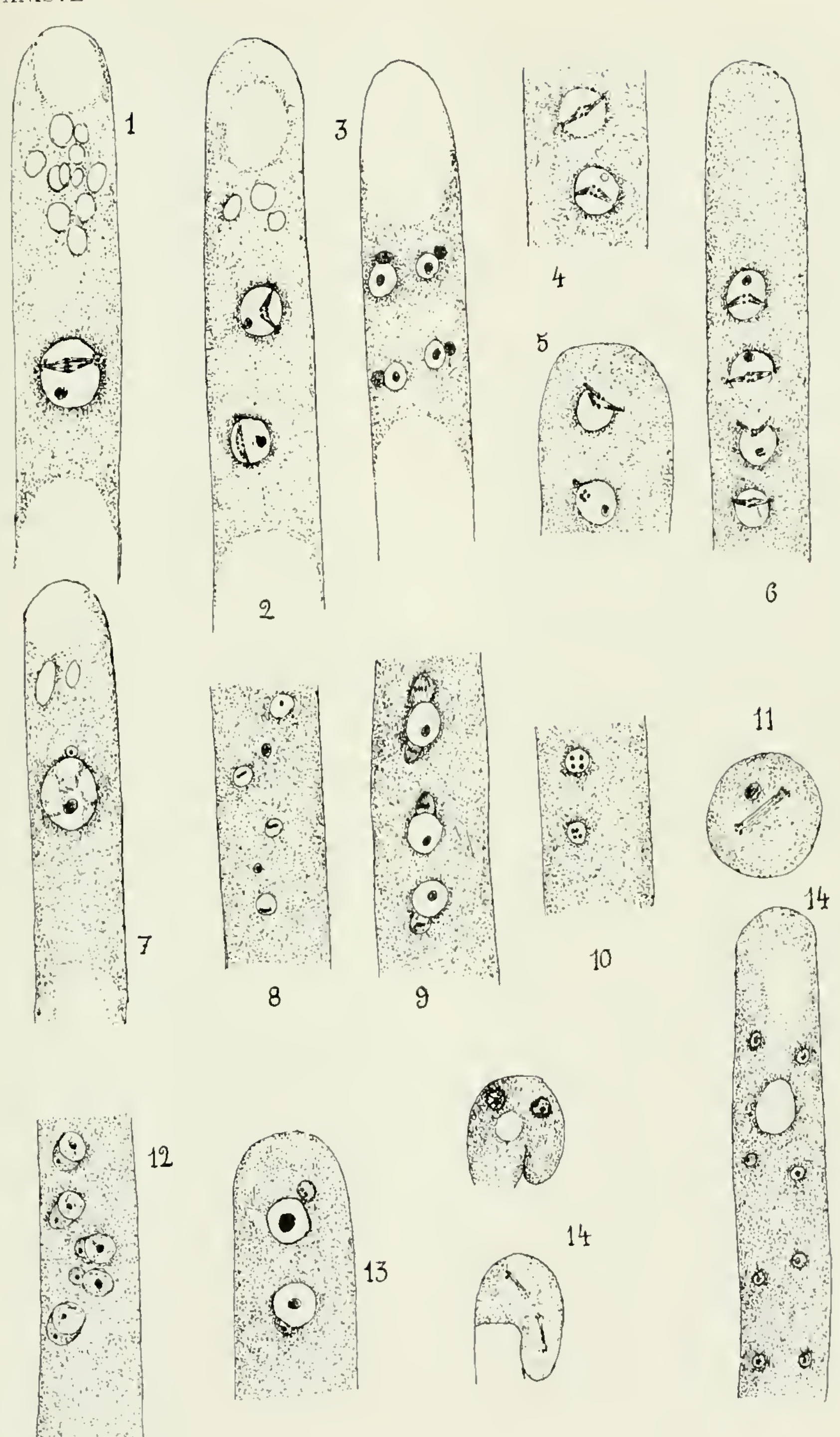
Fig. 11. — Stade d'anaphase.

Fig. 12. — Le centrosome s'étend en croissant autour du noyau au moment de la formation des spores.

Fig. 13. — Centrosome en dehors du noyau.

Fig. 14. — Stades de repos des noyaux après la 3e mitose.

Fig. 14 *bis*. — Division indirecte des noyaux, lors de la formation de l'asque par le mode en crochet.



Pyronema confluens.

PLANCHE LV

Ascophanus ochraceus Crouan (Boudier).

Fig. 1-2. — Ascogone semblable à celui du *Pyronema*.

Fig. 3-4. — Le col qui se prolonge en filament est cloisonné.

Fig. 5-6. — Plusieurs ascogones en chaînettes.

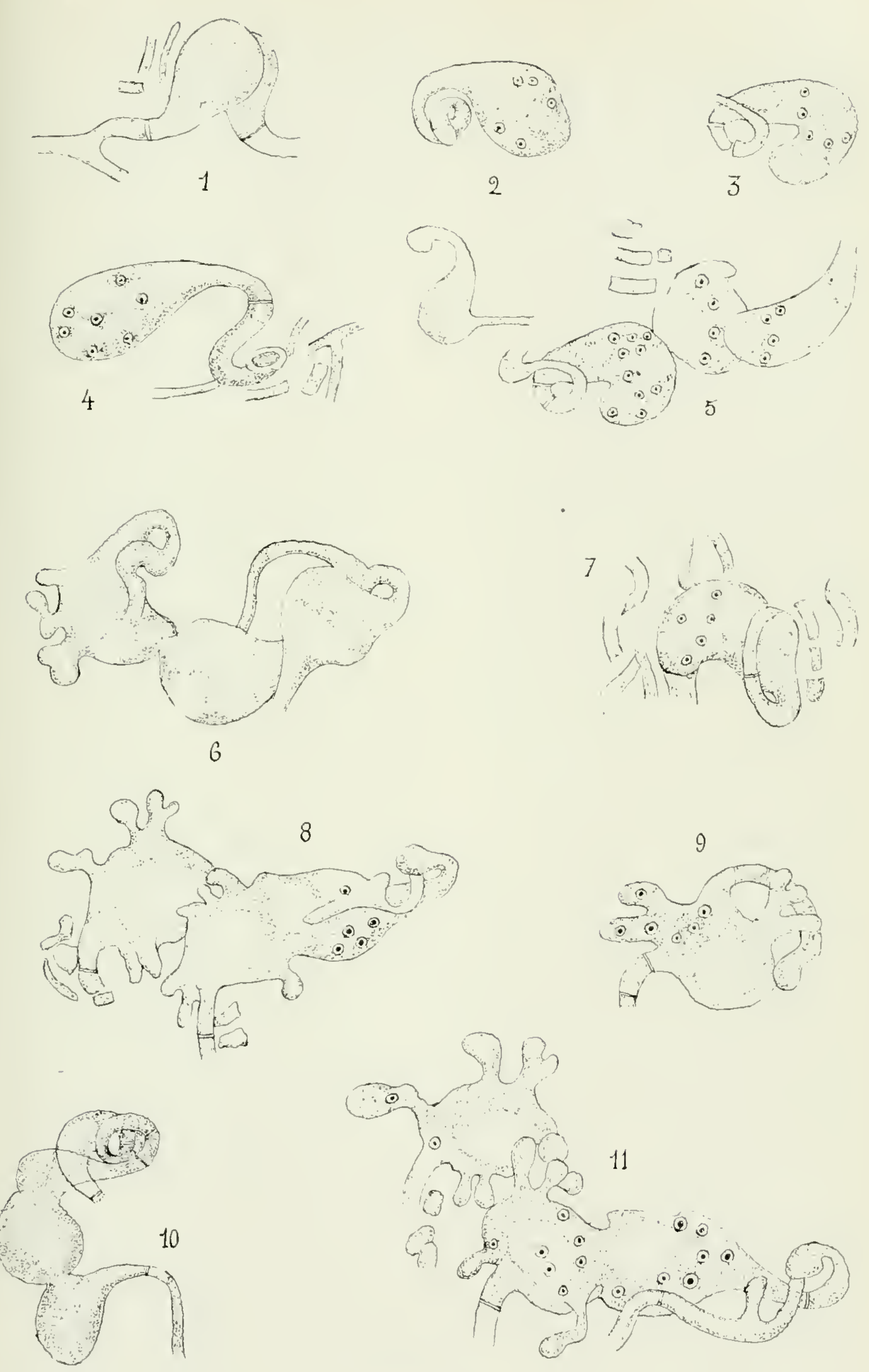
Fig. 7. — Un ascogone à col recourbé.

Fig. 8-9. — Les ascogones bourgeonnent des hyphes ascogènes.

Fig. 10. — Le col d'un ascogone, après s'être enroulé plusieurs fois sur lui-même, se renfle en un autre élément de même nature.

Fig. 11. — Plusieurs ascogones bourgeonnent des hyphes ascogènes.

Il n'existe dans cette espèce aucune trace de trophogone ; cet organe a disparu.



Ascophanus ochraceus.

PLANCHE LVI

Ascophanus ochraceus Crouan (Boudier).

Fig. 1-2. — Suite du bourgeonnement des hyphes ascogènes.

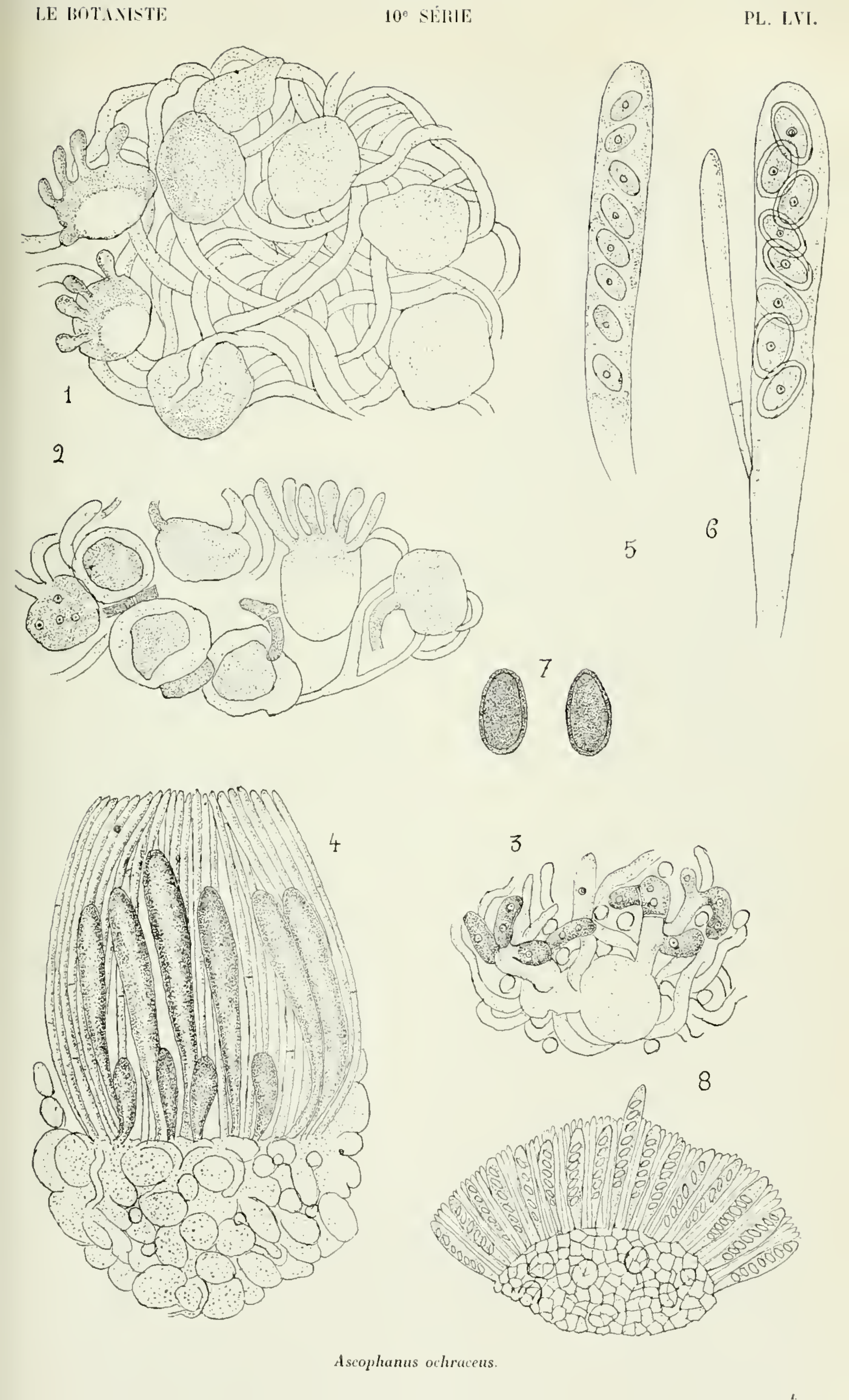
Fig. 3. — Formation en crochet des asques sur les hyphes ascogènes.

Fig. 4. — Un périthèce avec ses asques et ses paraphyses.

Fig. 5-6. — Asques et paraphyses.

Fig. 7. — Deux ascospores isolées.

Fig. 8. — Un périthèce âgé portant de nombreux asques.



Ascophanus ochraceus.

PLANCHE LVII

Thelebolus stercoreus Tode.

Fig. 1. — Portion de mycélium.

Fig. 2-4. — L'ascogone et les filaments recouvrants.

Fig. 5-15. — L'ascogone se segmente en plusieurs cellules ; deux ou trois de ces cellules renferment deux noyaux et sont des diplogamètes ; les filaments recouvrants s'entrelacent et forment une paroi d'épaisseur variable ; fusion des noyaux ; développement des asques.

Fig. 16. — Périthèce double résultant du voisinage de deux ascogones.

Fig. 17. — On n'aperçoit qu'un seul asque dans le périthèce.

Fig. 18. — Ascogone et filament recouvrant.

---

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 11 12 13 14 15 16 17 18

Thelebolus stercoreus.

PLANCHE LVIII

Thelebolus stercoreus Tode.

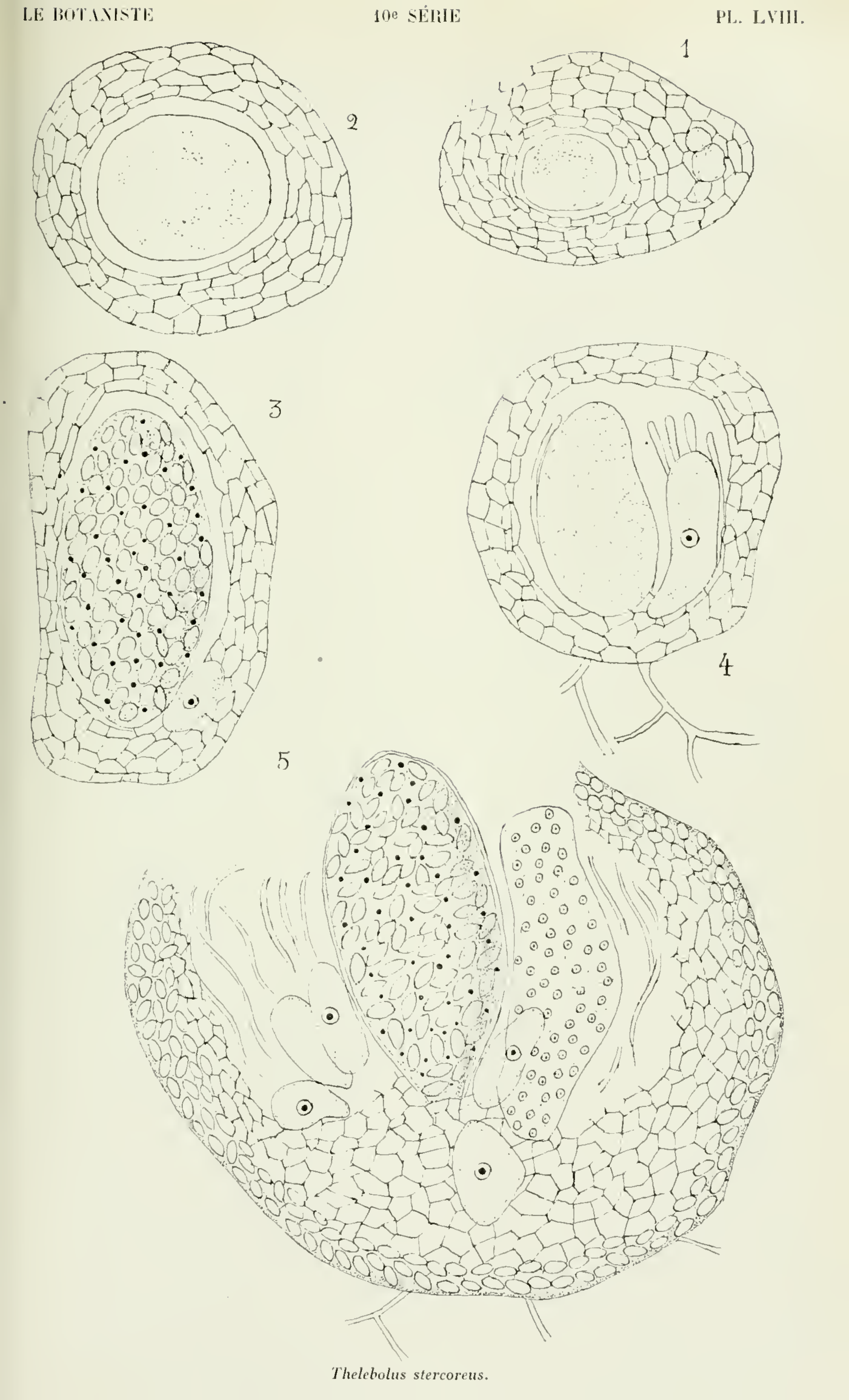
Fig. 1. — Périthèce double dont chaque moitié est d'âge très différent.

Fig. 2. — Périthèce dans lequel on n'aperçoit qu'un asque.

Fig. 3. — Un asque avec ses spores ; granulations métachromatiques dans l'épiplasme ; à la base, un second asque en voie de développement.

Fig. 4. — Périthèce avec deux asques et des traces de paraphyses.

Fig. 5. — Ce périthèce semble appartenir à un *Rhyparobius* : nous croyons pourtant qu'il s'agit toujours de la même espèce donnant des périthèces plus ou moins vigoureux.



Thelebolus stercoreus.

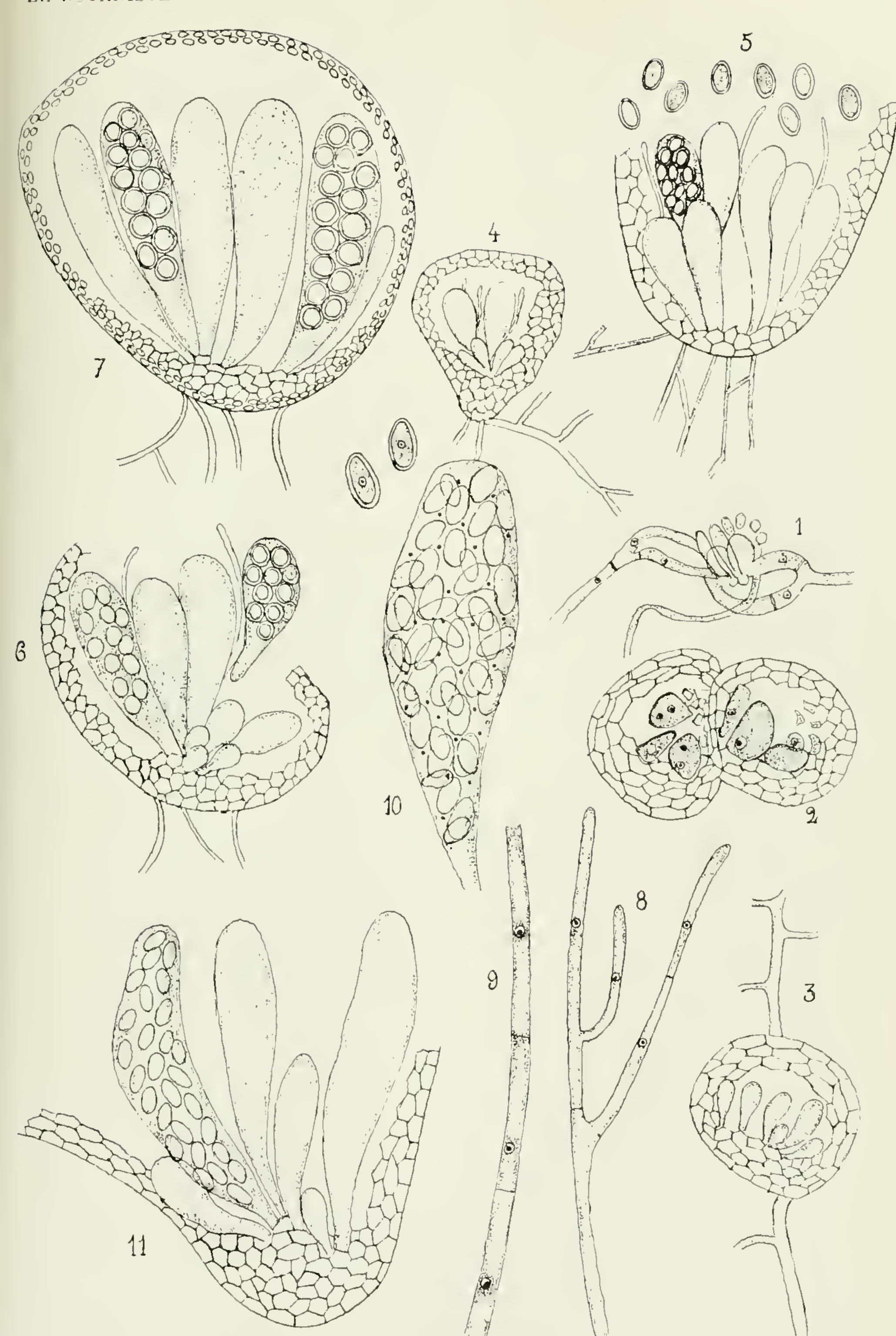
PLANCHE LIX

Rhyparobius brunneus Boud.

Fig. 1. — L'ascogone et les filaments recouvrants.
Fig. 2. — Périthèce double renfermant des diplogamètes.
Fig. 3-4. — Périthèces jeunes.
Fig. 5-7. — Périthèces à maturité ; les asques contiennent 32 spores, à contour ovale elliptique, fig. 5.
Fig. 8-9. — Structure des filaments du thalle.

Rhyparobius Cookei Boud.

Fig. 10. — Un asque isolé renfermant 64 spores; granulations métachromatiques dans l'épiplasme.
Fig. 11. — Un périthèce avec ses asques.



Rhyparobius brunneus.

PLANCHE LX

Ascobolus furfuraceus Pers.

Fig. 1. — Début d'ascogone.

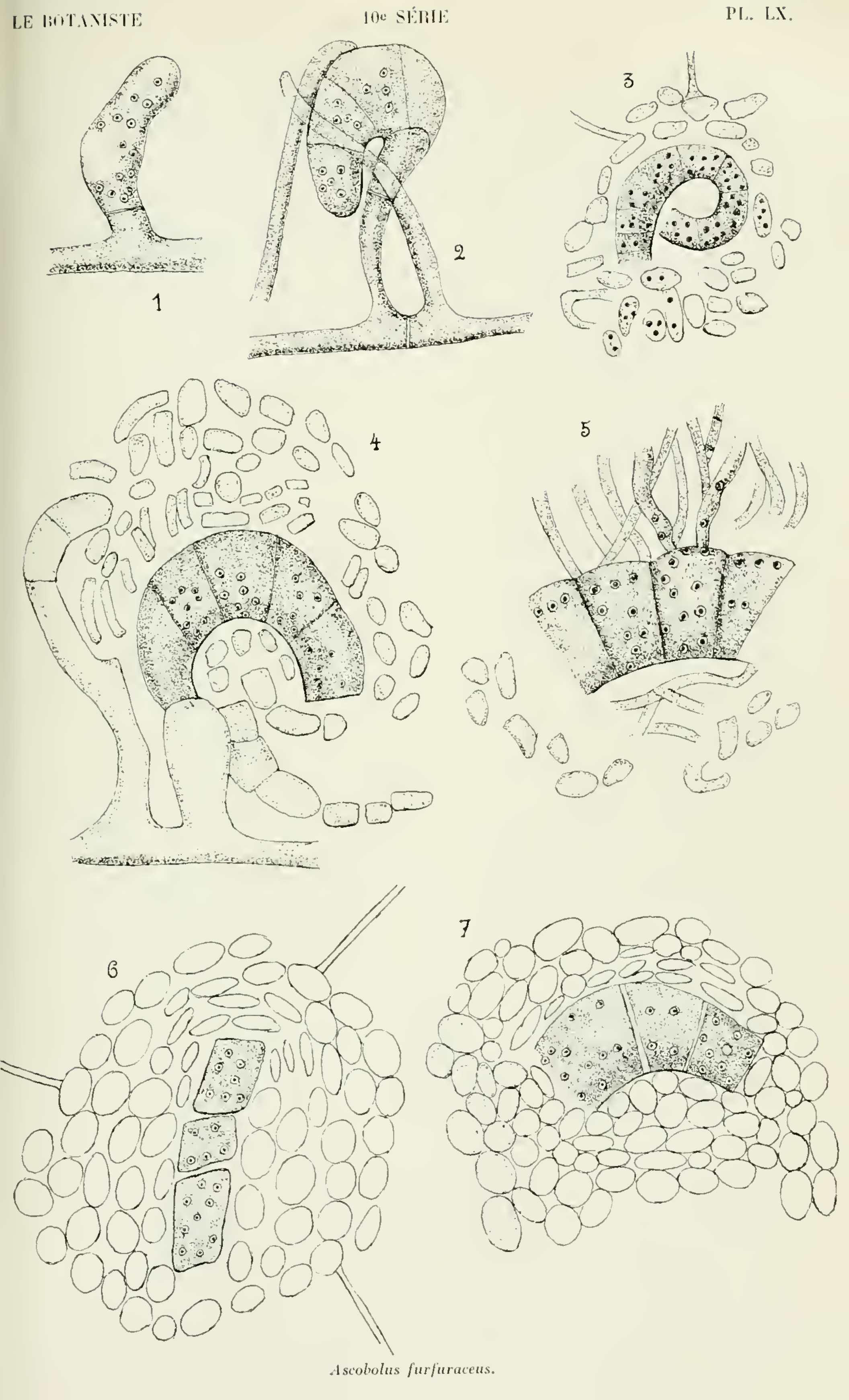
Fig. 2. — Ascogone cloisonné avec deux filaments recouvrants.

Fig. 3. — Section d'un très jeune tubercule.

Fig. 4. — Id. ; on voit le départ de l'ascogone et celui d'un filament recouvrant ; ils sont portés par le même rameau.

Fig. 5. — Bourgeonnement des hyphes ascogènes sur la cellule fertile.

Fig. 6-7. — Section au travers de très jeunes tubercules.



Ascobolus furfuraceus.

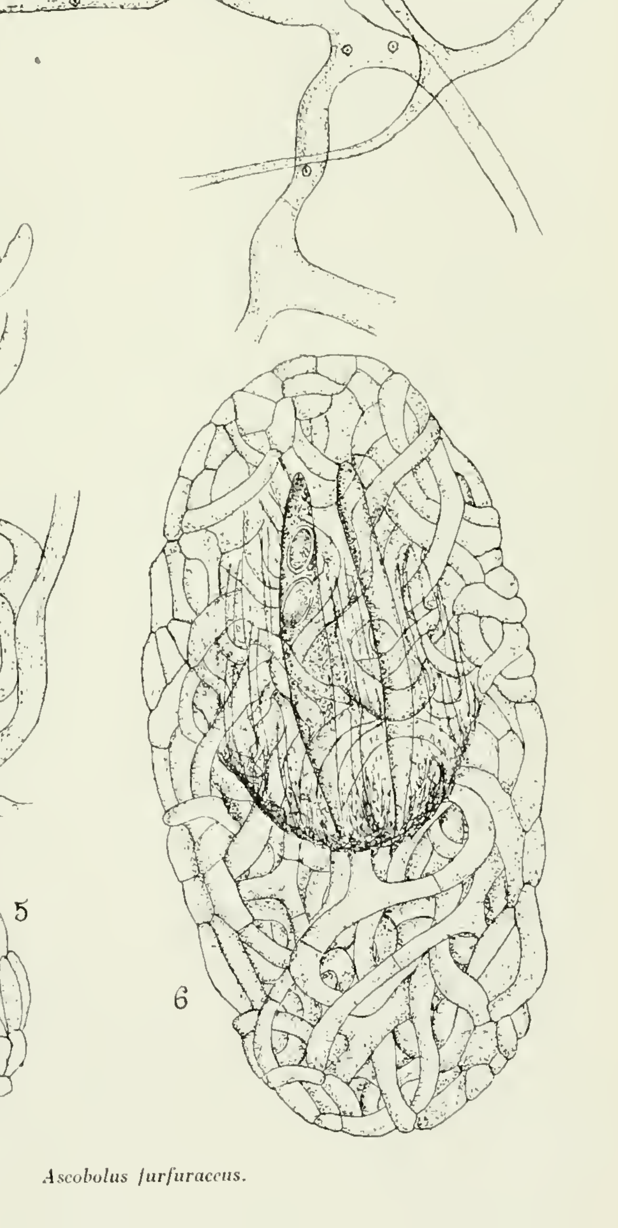
PLANCHE LXI

Ascobolus furfuraceus Pers.

Fig. 1. — Début du périthèce ; figure très démonstrative. Ascogone et filaments recouvrants portés sur le même filament mycélien.

Fig. 2-5 — Diverses manières d'être de l'ascogone.

Fig. 6. — Une variété de périthèce ; la forme est allongée ; la paroi reste close longtemps ; les asques sont peu nombreux ; on les aperçoit par transparence.



Ascobolus furfuraceus.

PLANCHE LXII

Ascobolus furfuraceus Pers.

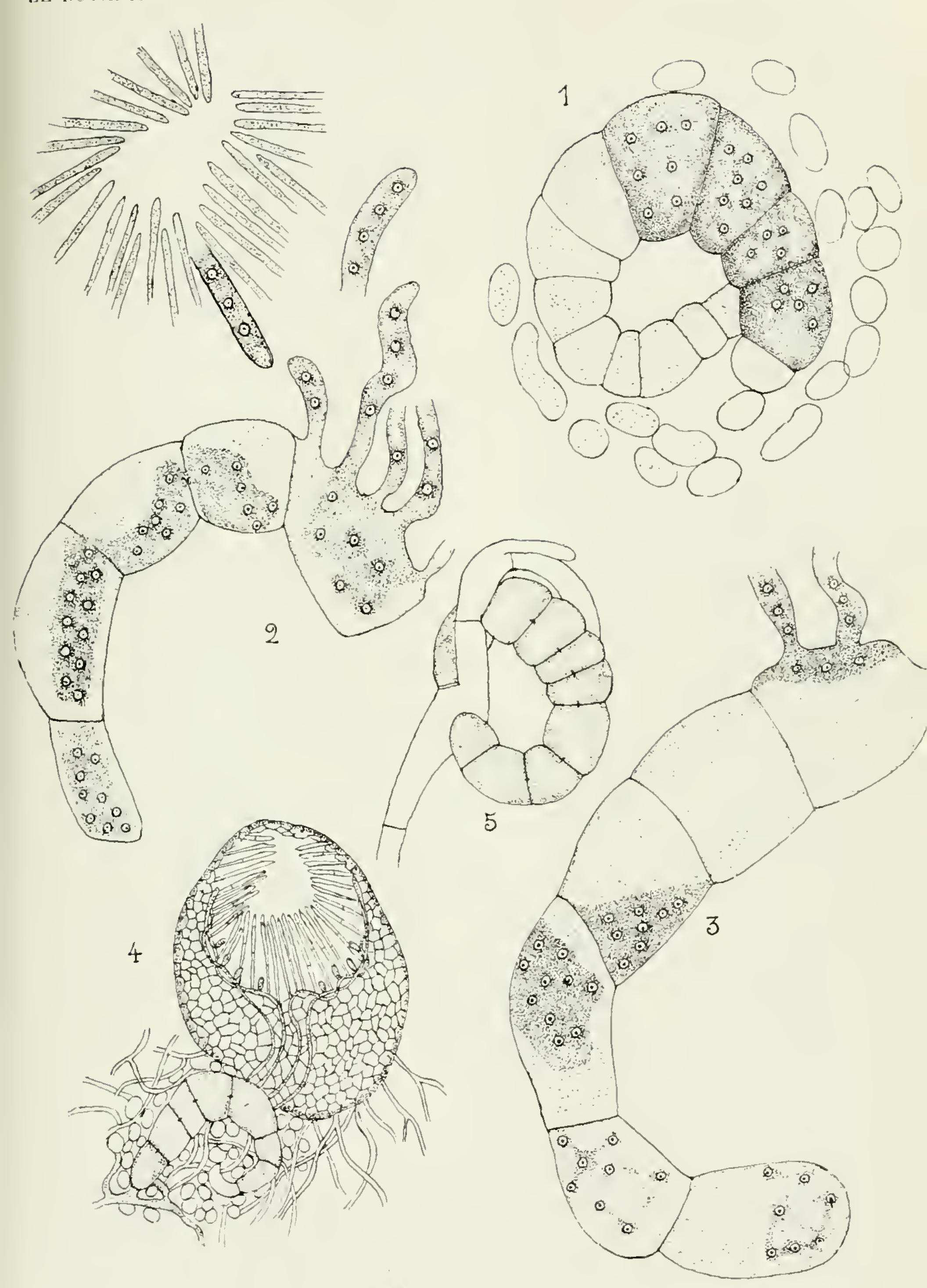
Fig. 1. — Ascogone dans lequel un certain nombre d'articles sont dépourvus de cytoplasme et de noyaux.

Fig. 2. — Ascogone au moment où les hyphes ascogènes sont déjà assez développées ; ces hyphes se dirigent du côté des paraphyses.

Fig. 3. — Id. ; plusieurs articles éloignés du segment fertile montrent encore leurs noyaux.

Fig. 4. — Schéma d'un périthèce qui s'est développé en dehors du tubercule primaire.

Fig. 5. — Un ascogone avec un filament recouvrant.



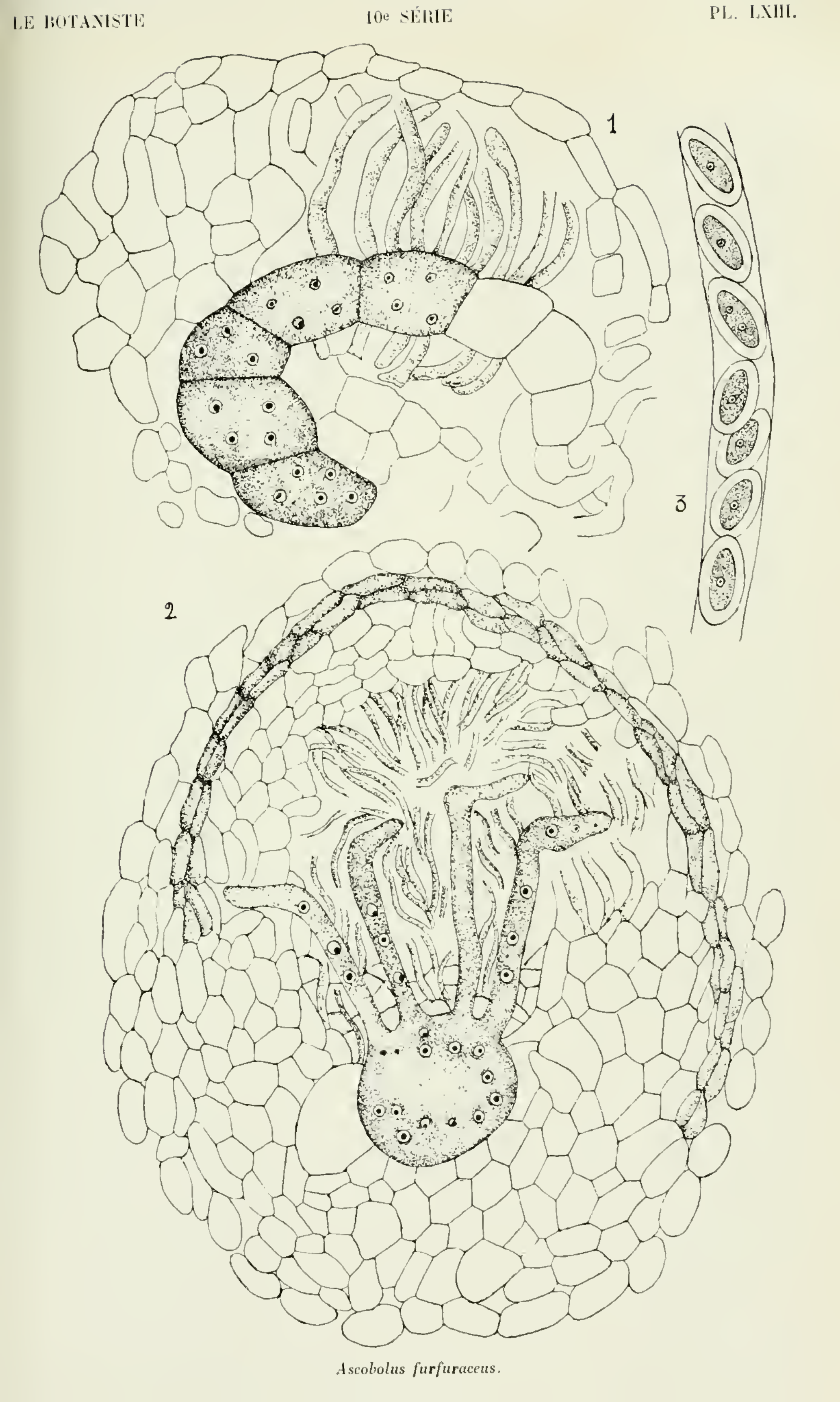
Ascobolus furfuraceus.

PLANCHE LXIII

Ascobolus furfuraceus Pers.

Fig. 1. — Section d'un tubercule au moment où les hyphes ascogènes vont se former : on aperçoit au voisinage du segment fertile une prolifération active de filaments.

Fig. 2. — Section d'un jeune périthèce ; segment fertile et hyphes ascogènes ; enveloppe continue ; apparition des paraphyses.



Ascobolus furfuraceus.

PLANCHE LXIV

Ascobolus furfuraceus Pers.

Fig. 1-4. — La prophase, la plaque équatoriale et la métaphase de la première division nucléaire.

Fig. 4. — Stade de repos.

Fig. 6-7. — Plaque équatoriale de la seconde mitose.

Fig. 8. — La métaphase de la seconde mitose.

Fig. 9. — Stade de repos.

Fig. 10. — Plaques équatoriales à la troisième mitose ; deux sont vues de face.

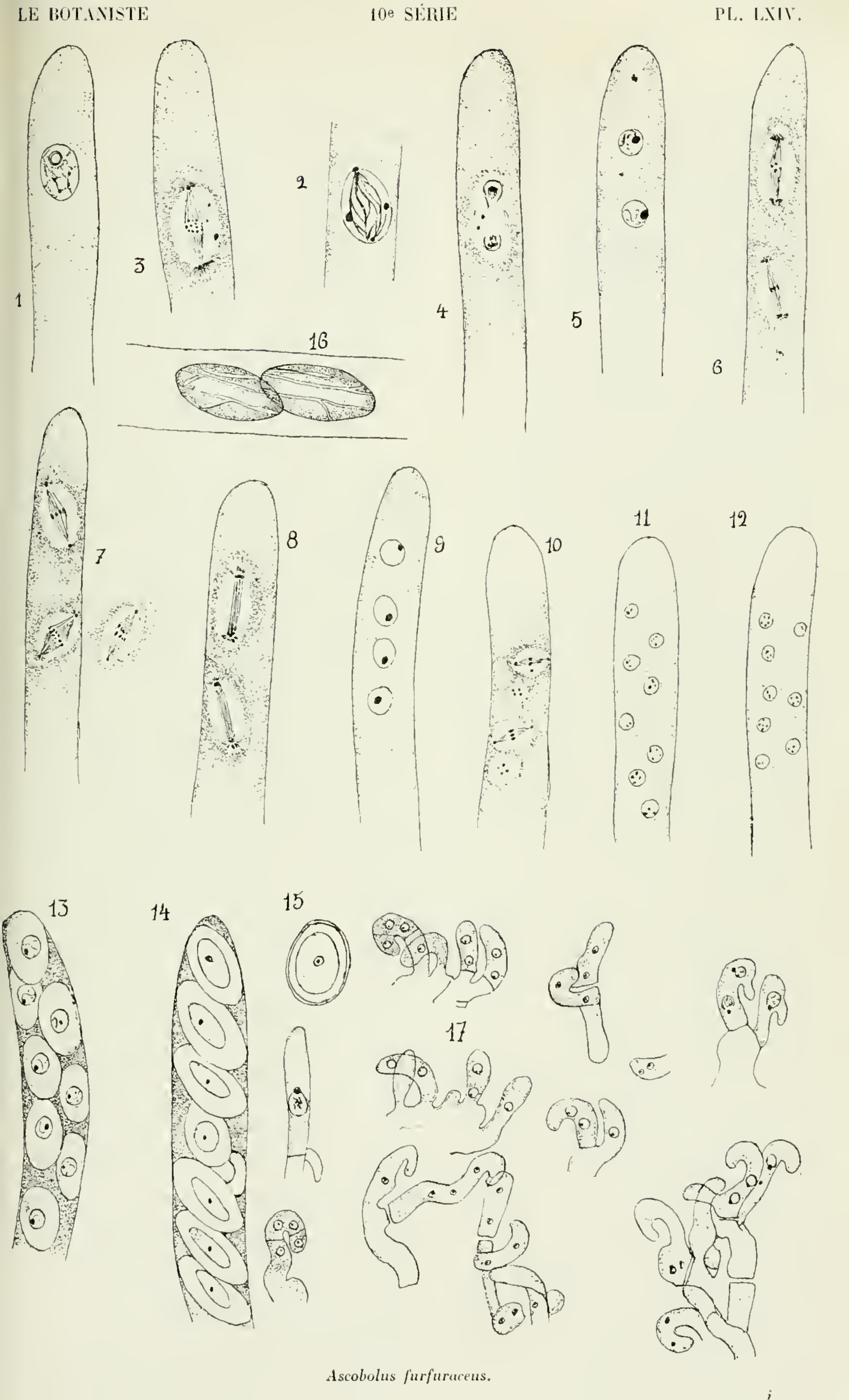
Fig. 11-12. — Disposition des noyaux au moment de la formation des spores.

Fig. 13. — Début de la formation.

Fig. 14. — La paroi de chaque spore est épaisse et gélatineuse.

Fig. 15-16. — La couche externe s'est cutinisée et elle présente des sillons longitudinaux.

Fig. 17. — Rameaux ascogènes qui se recourbent pour former les asques suivant le mode en crochet.



Ascobolus furfuraceus.

PLANCHE LXV

Ascobolus furfuraceus Pers.

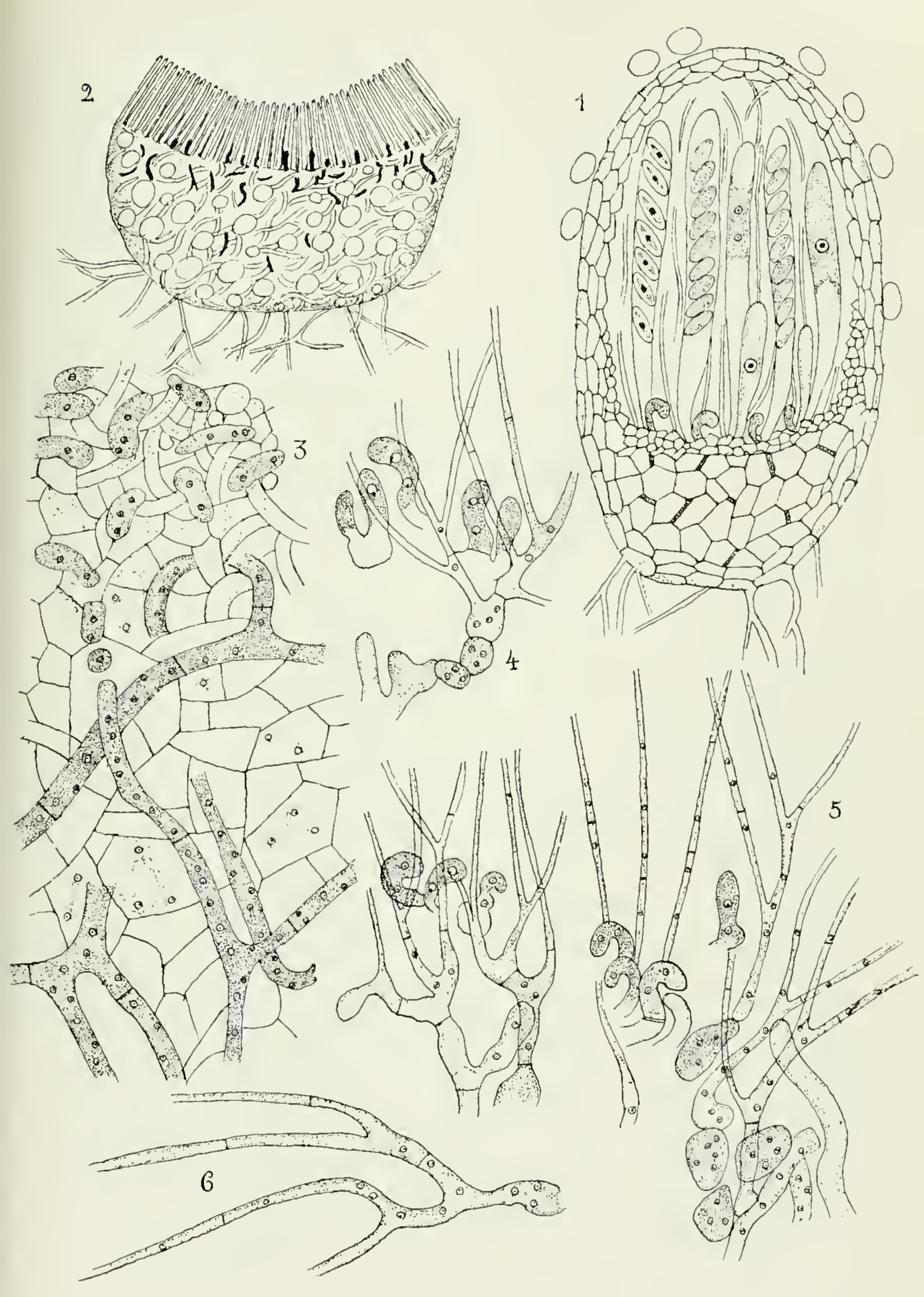
Fig. 1. — Variété de périthèce clos à développement limité.

Fig. 2. — Périthèce ouvert à grand développement.

Fig. 3. — Système de tubes à contenu chromatique se reliant au système des paraphyses.

Fig. 4-5. — Système des paraphyses au niveau des hyphes ascogènes.

Fig. 6. — Filament se ramifiant en plusieurs paraphyses.

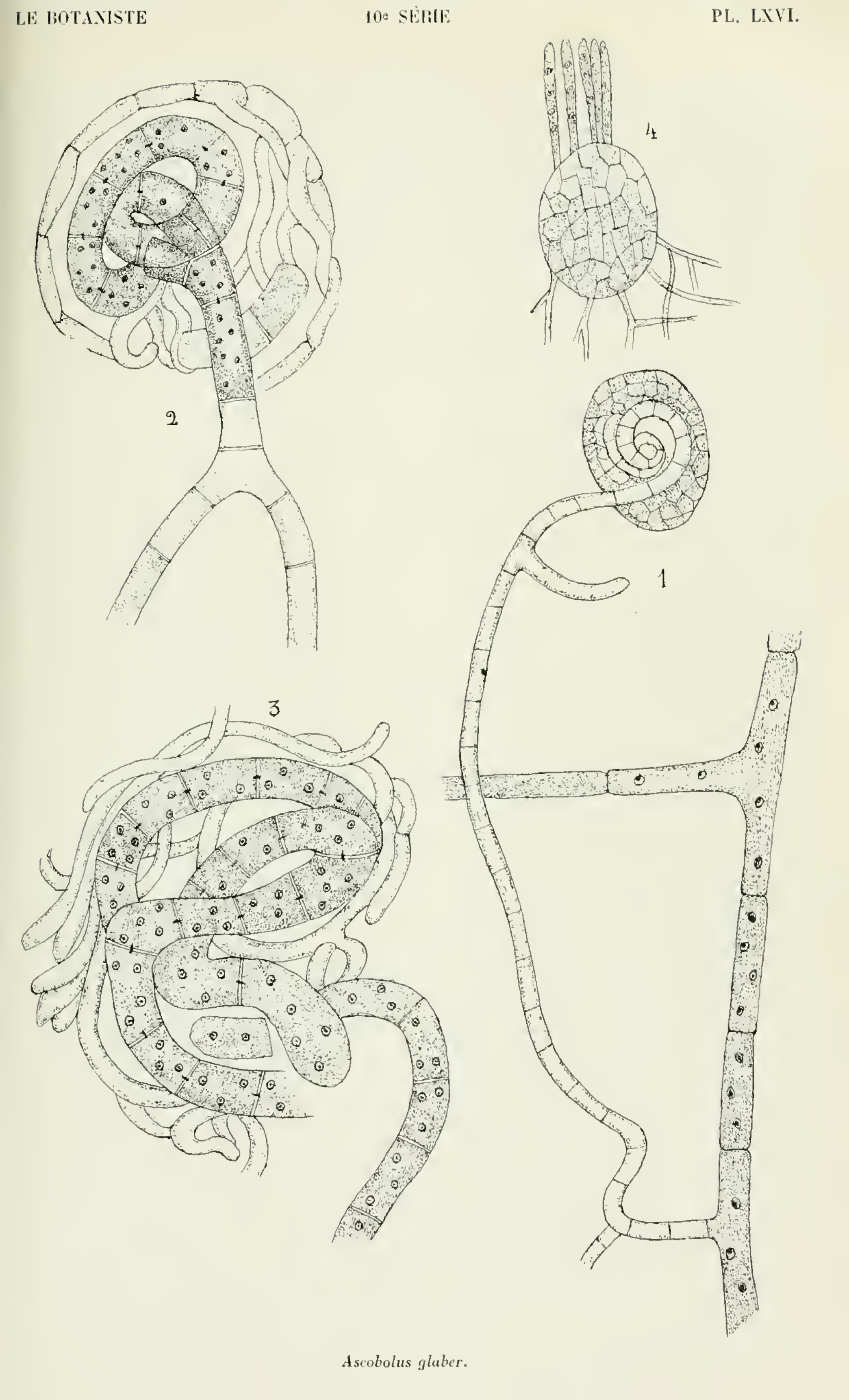


Ascobolus furfuraceus.

PLANCHE LXVI

Ascobolus glaber Pers.

Fig. 1. — Rameau s'enroulant à son extrémité en un ascogone.
Fig. 2-3. — L'ascogone est enroulé en un peloton.
Fig. 4. — Périthèce avec ses rhizoïdes.

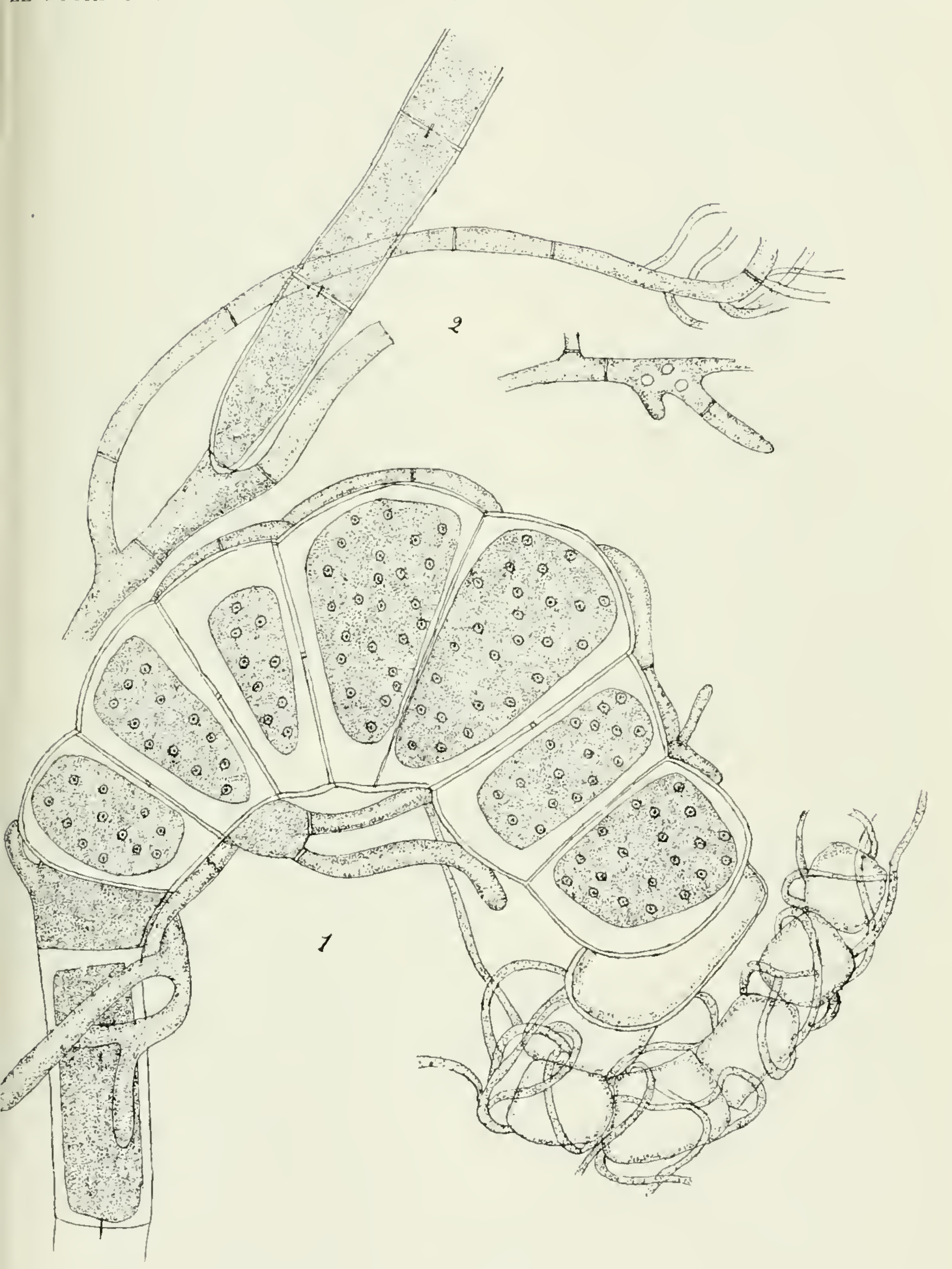


Ascobolus glaber.

PLANCHE LXVII

Ascobolus mirabilis Dang.

FIG. 1. — Portion renflée de l'ascogone et filaments recouvrants.
FIG. 2. — Départ des filaments recouvrants à la base de l'ascogone.



Ascobolus mirabilis.

PLANCHE LXVIII

Ascobolus mirabilis Dang.

Fig. 1. — Portion renflée d'un ascogone avec ses filaments recouvrants.

Fig. 2. — Départ des filaments recouvrants à la base du même ascogone.

Fig. 3. — Quatre segments d'un ascogone : l'un d'eux est dépourvu de protoplasma.

Fig. 4. — Un périthèce incomplètement développé.

4

3

2

1

Ascobolus mirabilis.

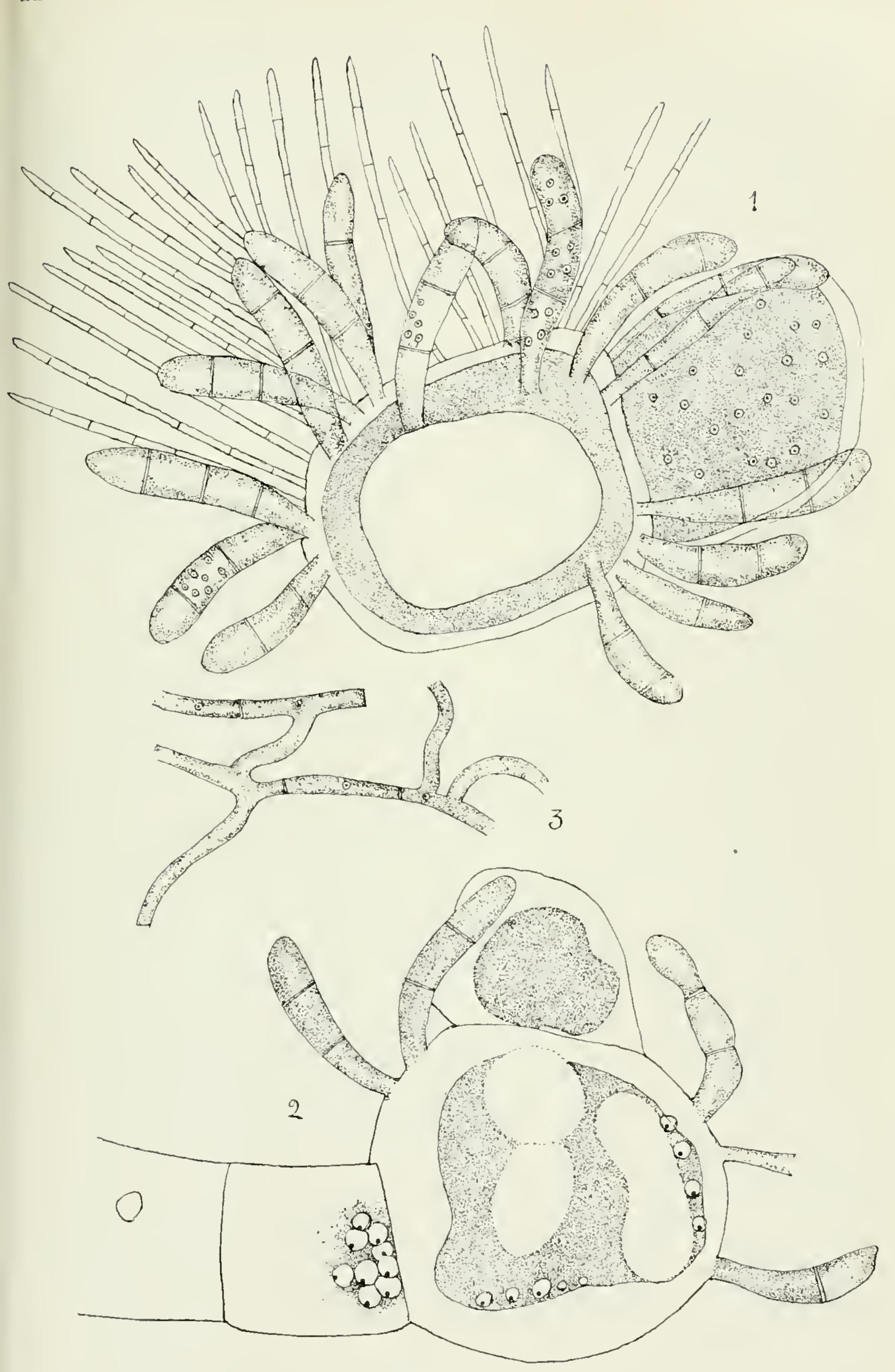
PLANCHE LXIX

Ascobolus mirabilis Dang.

Fig. 1. — Segment fertile d'un ascogone avec des hyphes ascogènes claviformes et cloisonnées ; tout autour les paraphyses provenant des filaments recouvrants.

Fig. 2. — Autre aspect du segment fertile.

Fig. 3. — Anastomoses entre les rhizoïdes.



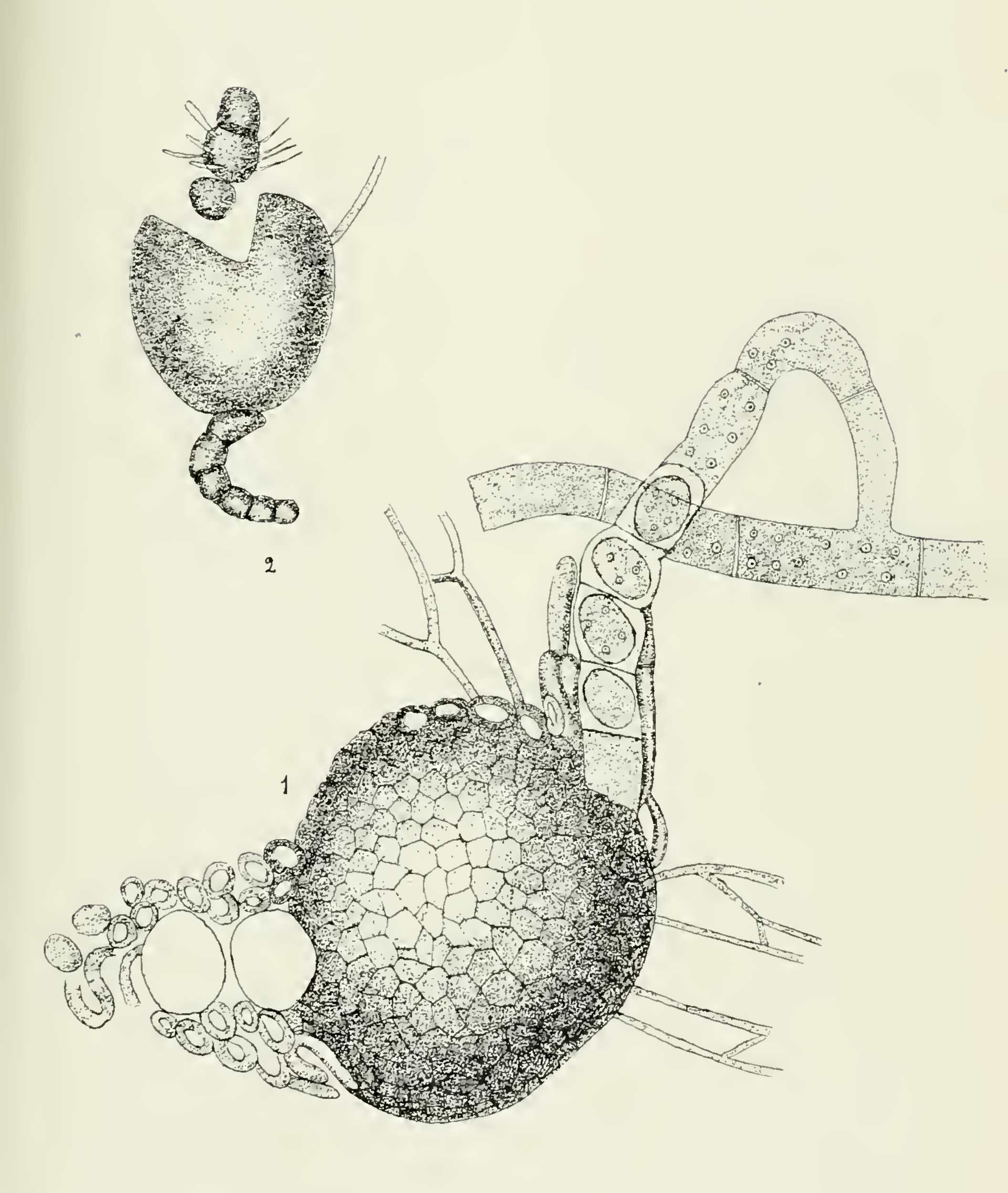
Ascobolus mirabilis.

PLANCHE LXX

Ascobolus mirabilis Dang.

Fig. 1. — Périthèce n'englobant que la portion médiane de l'ascogone.

Fig. 2. — Périthèce entr'ouvert par pression ; à la base, le prolongement de l'ascogone ; en haut, trois segments détachés de l'ascogone ; hyphes ascogènes.



Ascobolus mirabilis.

PLANCHE LXXI

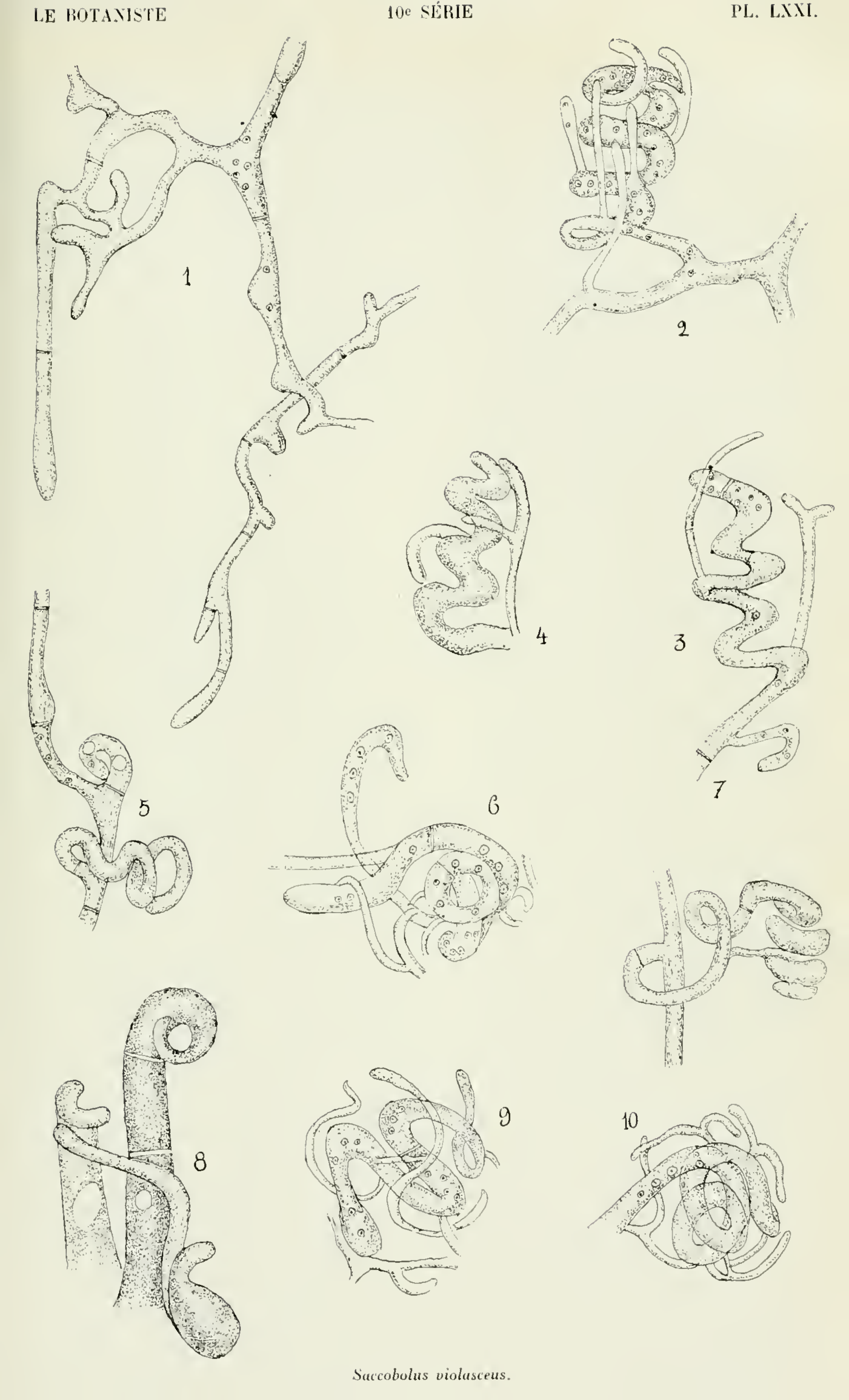
Saccobolus violasceus Boud.

Fig. 1. — Portion de mycélium.

Fig. 2. — Ascogone avec quatre filaments recouvrants ; exemple très caractéristique.

Fig. 3. — L'ascogone a commencé à se cloisonner.

Fig. 4-10. — Divers aspects de l'ascogone et des filaments recouvrants.



Saccobolus violasceus.

PLANCHE LXXII

Saccobolus violasceus Boud.

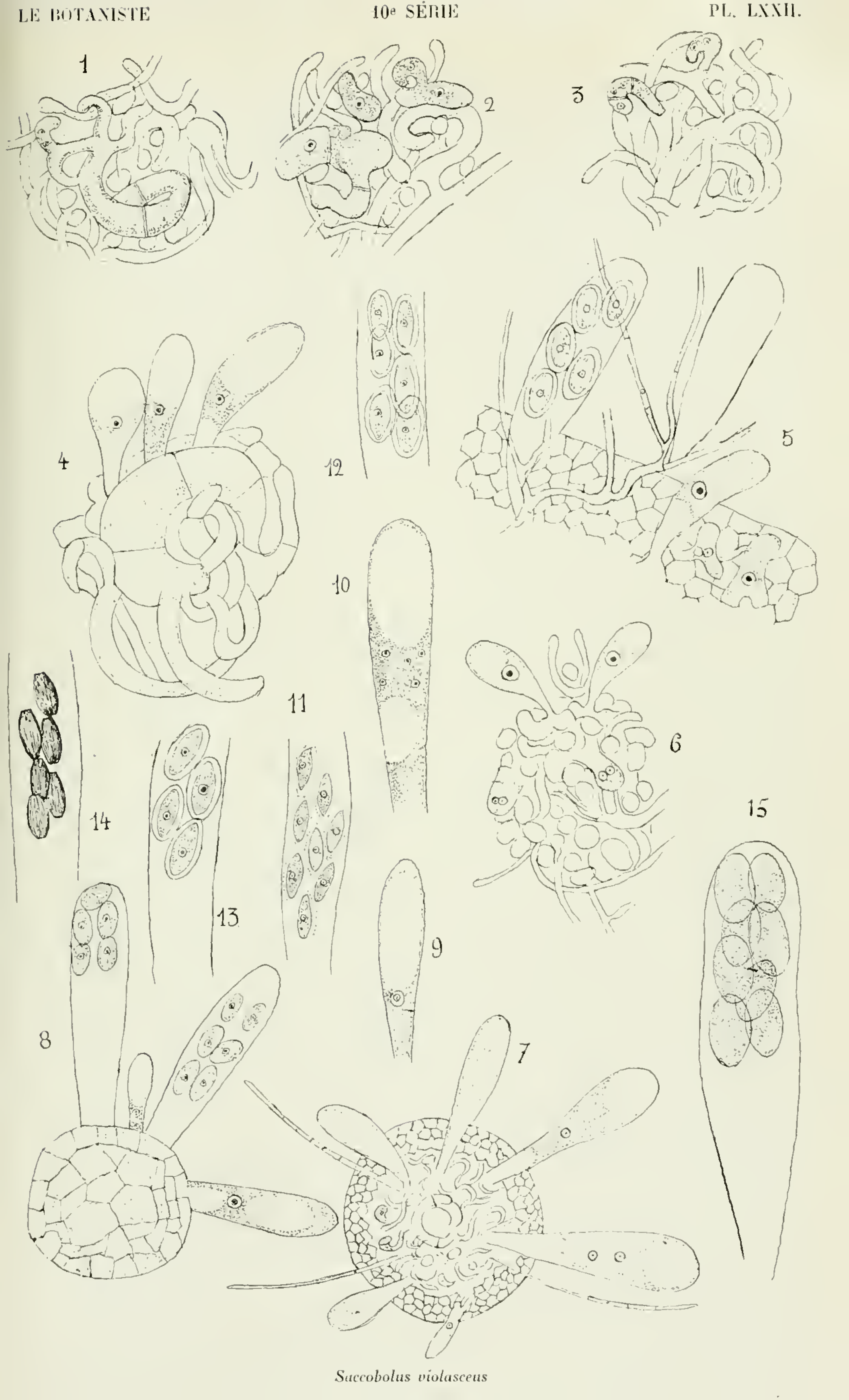
Fig. 1-4. — Formation du jeune tubercule et des hyphes ascogènes.

Fig. 5-6. — Formation des asques suivant le mode en crochet : système des paraphyses.

Fig. 7. — Un tubercule montrant au centre l'ascogone ; tout autour les hyphes ascogènes et les asques.

Fig. 8. — Les asques dépassent longuement le tissu du périthèce.

Fig. 11-14. — Stades successifs de la formation des ascospores.

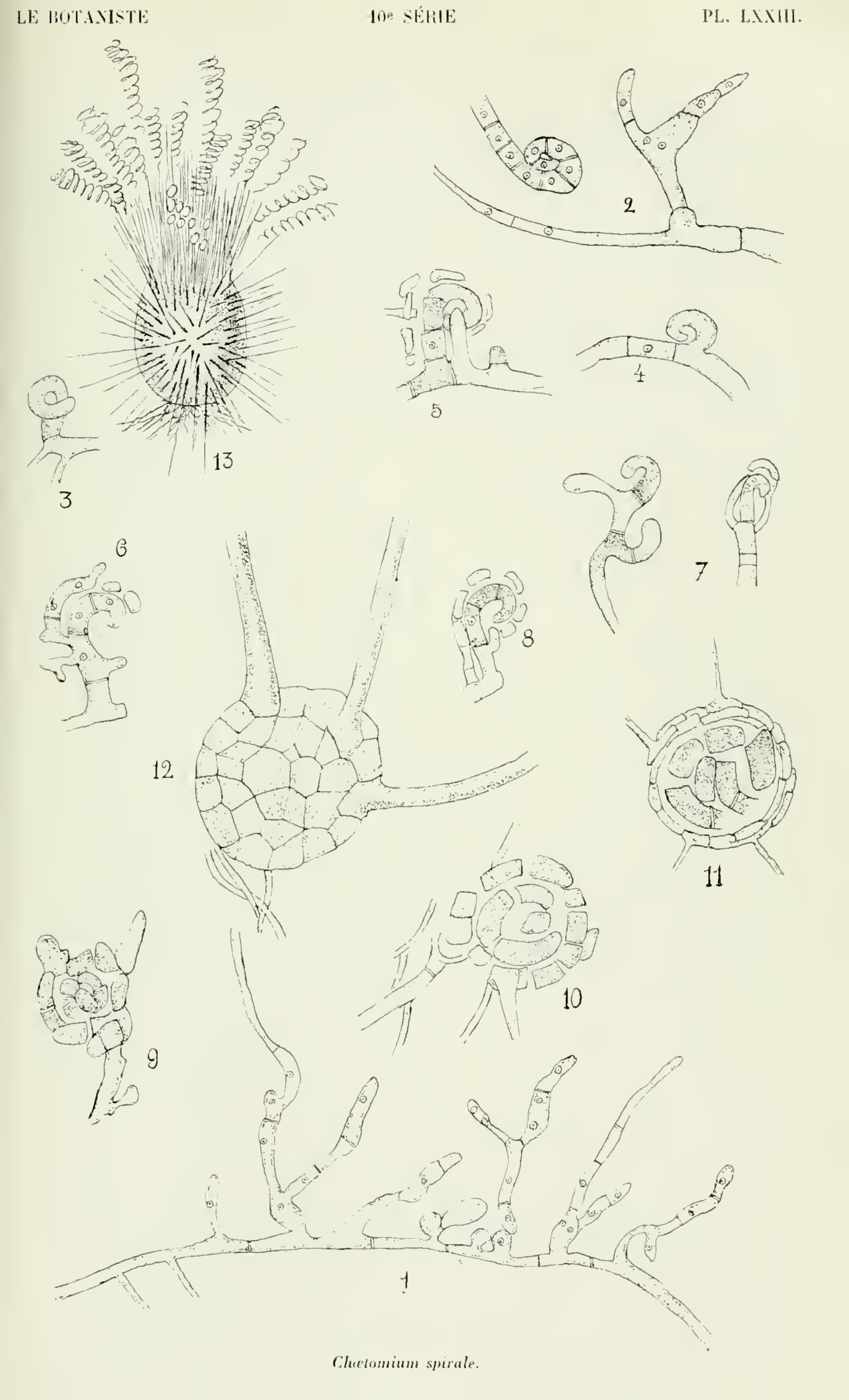


Saccobolus violasceus

PLANCHE LXXIII

Chætomium spirale Zopf.

Fig. 1. — Portion de mycélium.
Fig. 2-4. — Début d'ascogone.
Fig. 5-8. — Stades de la formation de l'ascogone et des filaments recouvrants.
Fig. 9-12. — Formation des jeunes tubercules.
Fig. 13. — Un périthèce au moment de la maturité.

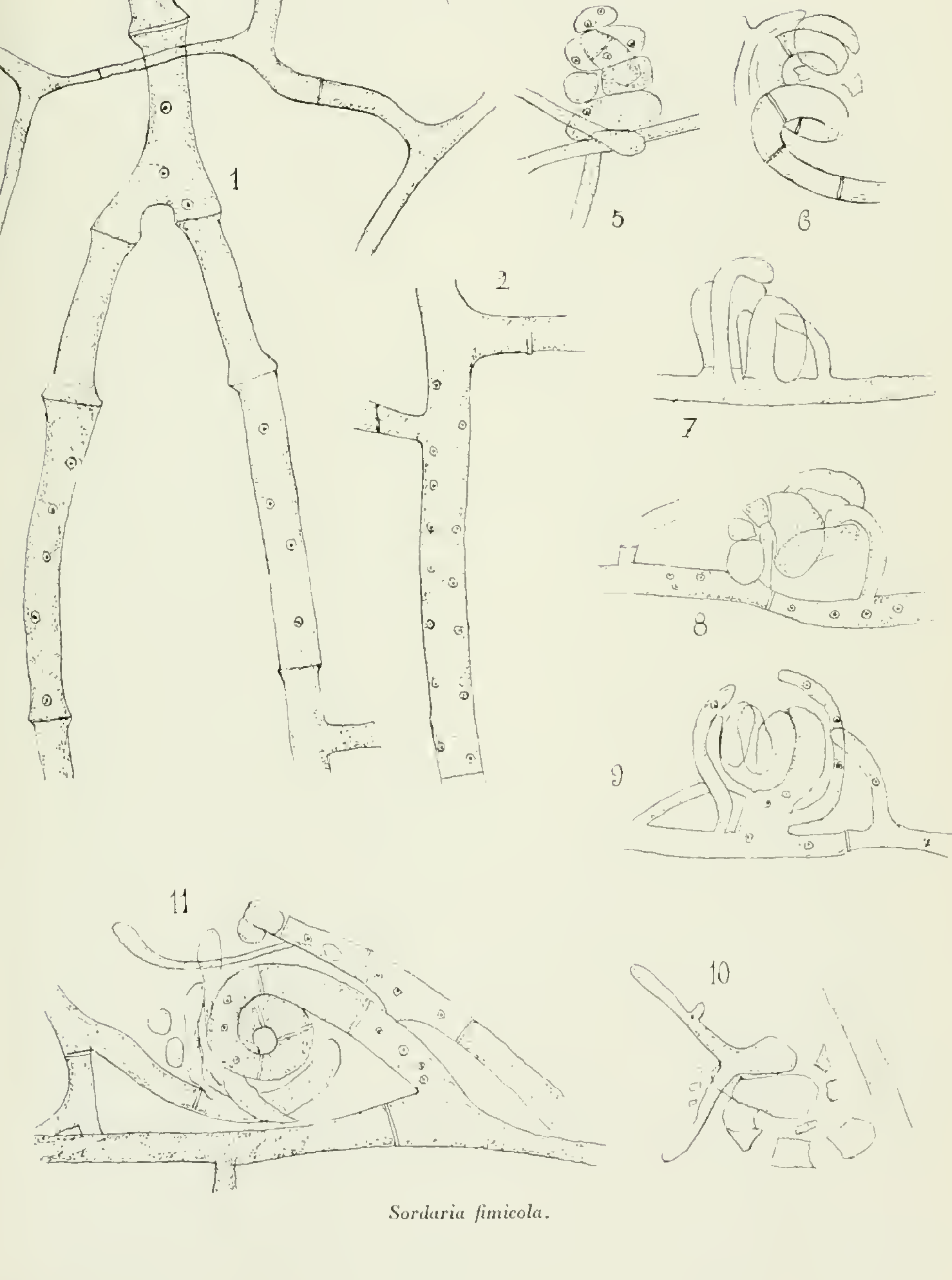


Chætomium spirale.

PLANCHE LXXIV

Sordaria fimicola Rob.

Fig. 1-2. — Portion de mycélium.
Fig. 3-4. — Un ascogone au début de l'enroulement.
Fig. 5-6. — Stades plus avancés.
Fig. 7-10. — Ascogones avec leurs filaments recouvrants.
Fig. 11. — L'ascogone commence à se cloisonner.



Sordaria fimicola.

PLANCHE LXXV

Sordaria fimicola Rob.

Fig. 1. — Gros articles à nombreux noyaux.

Fig. 2-3. — Debut d'ascogones.

Fig. 4. — Ascogone entouré de deux assises formées par les filaments recouvrants.

Fig. 5. — Bel exemple d'ascogone avec deux rameaux recouvrants provenant de la branche voisine.

Fig. 6. — Ascogone avec deux filaments recouvrants.

Fig. 7. — Stade plus avancé.

Fig. 8. — Jeune tubercule avec ascogone intercalaire : cet ascogone est en réalité cloisonné.

Fig. 9. — Section d'un tubercule : au centre, les articles plurinucléés de l'ascogone sont dissociés dans un noyau de pseudo-parenchyme : la paroi est composée d'une assise interne et d'une assise externe.

Sordaria fimicola.

PLANCHE LXXVI

Sordaria fimicola Rob.

Fig. 1. — Rhizomorphes.

Fig. 2. — Anastomoses entre filaments.

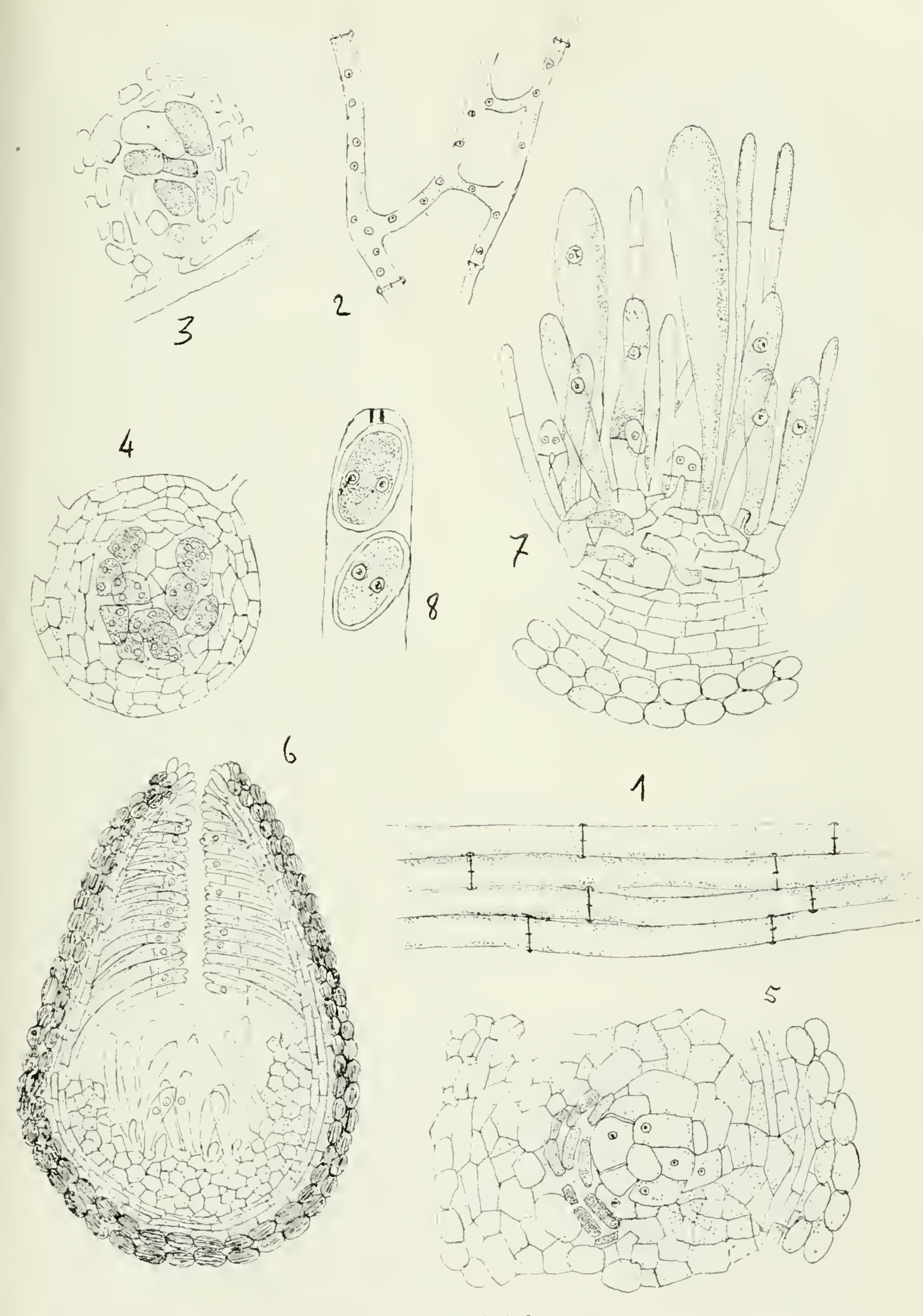
Fig. 3-4. — Section à travers de jeunes tubercules.

Fig. 5. — Section d'un tubercule au moment de la formation des hyphes ascogènes.

Fig. 6. — Un périthèce après la formation du col et de l'ostiole.

Fig. 7. — Les asques se forment dans le fond du périthèce suivant le mode en crochet.

Fig. 8. — Deux ascospores.



Sordaria fimicola.

PLANCHE LXXVII

Sordaria fimicola Rob.

Fig. 1. — Périthèce inclus dans le milieu nutritif.

Fig. 2. — Anastomoses dans le mycélium.

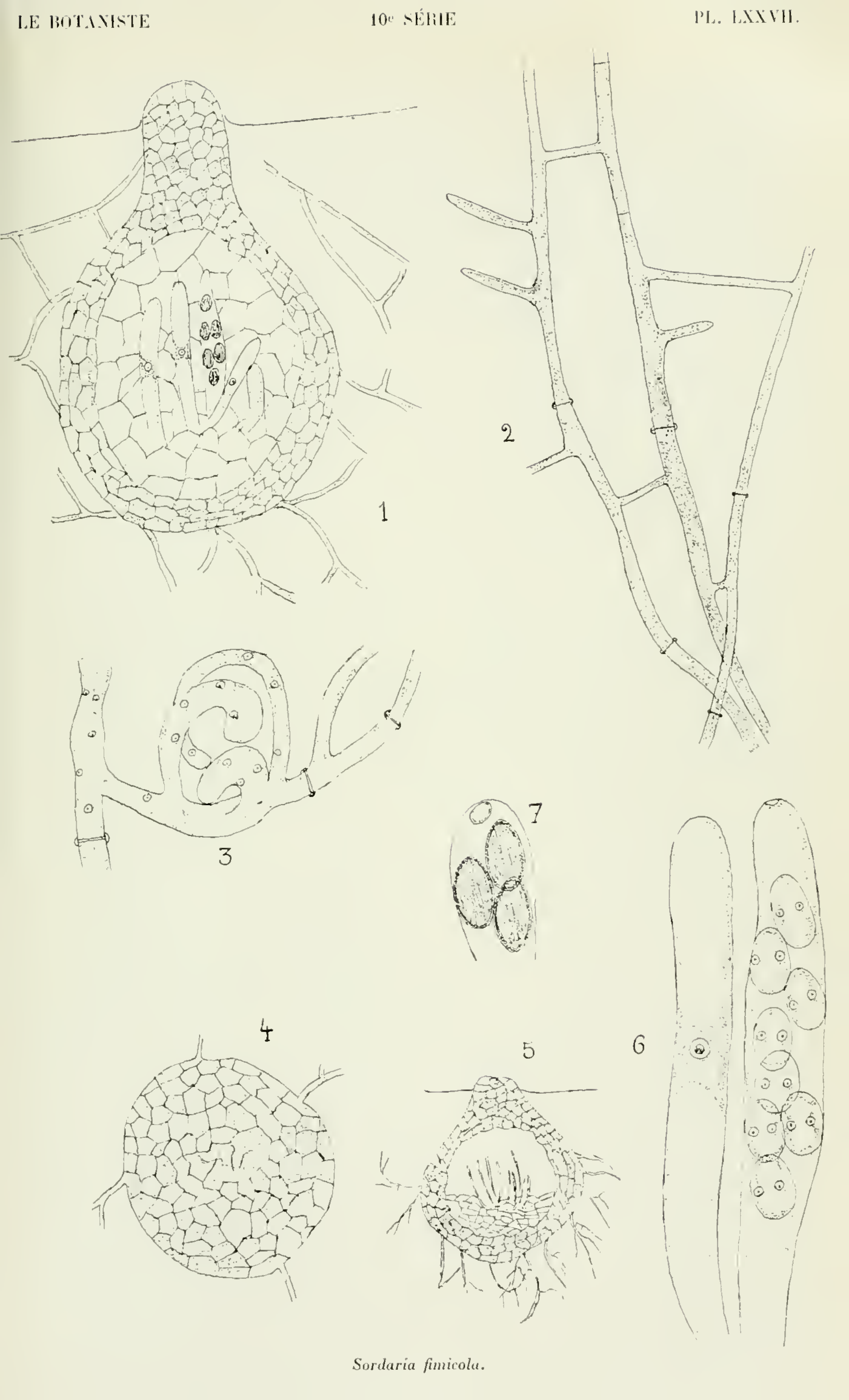
Fig. 3. — Disposition anormale de l'ascogone et des filaments recouvrants.

Fig. 4. — Tubercule avec les éléments du centre en dégénérescence.

Fig. 5. — Périthèce inclus vu à un faible grossissement.

Fig. 6. — Asques et ascospores.

La variété que nous avons décrite dans cette planche est un peu différente du type ; nous n'avons pas cru cependant devoir en faire une espèce distincte.



Sordaria fimicola.

PLANCHE LXXVIII

Sordaria macrospora Auersw.

Fig. 1. — Portion de mycélium dont les filaments sont contournés en spirale.

Fig. 2. — Un ascogone intercalaire et ses filaments recouvrants.

Fig. 3. — Jeune tubercule.

Fig. 4. — Tubercule plus âgé : au centre, les articles de l'ascogone dans un noyau de pseudo-parenchyme ; la paroi est formée de deux couches distinctes.

Fig. 5. — Un périthèce à maturité.

Fig. 6-7. — Formation des spores.

Fig. 8. — Acospores entourées d'une couche gélatineuse.

Sordaria macrospora.

PLANCHE LXXIX

Sordaria macrospora Auersw.

Fig. 1. — Photographie d'un périthèce inclus dans un milieu nutritif ; le col arrive au niveau de la surface.

Hypocopra merdaria Fries.

Fig. 2. — Photographies de deux sections perpendiculaires à la surface du milieu nutritif ; elles sont disposées en sens inverse : celle du bas est la plus nette.

Périthèces à différents âges groupés sur le stroma caractéristique du genre.



Sordaria macrospora.

Hypocopra merdaria.

PLANCHE LXXX

Hypocopra merdaria Fries.

Fig. 1. — Stroma à l'intérieur duquel un tubercule se trouve limité.

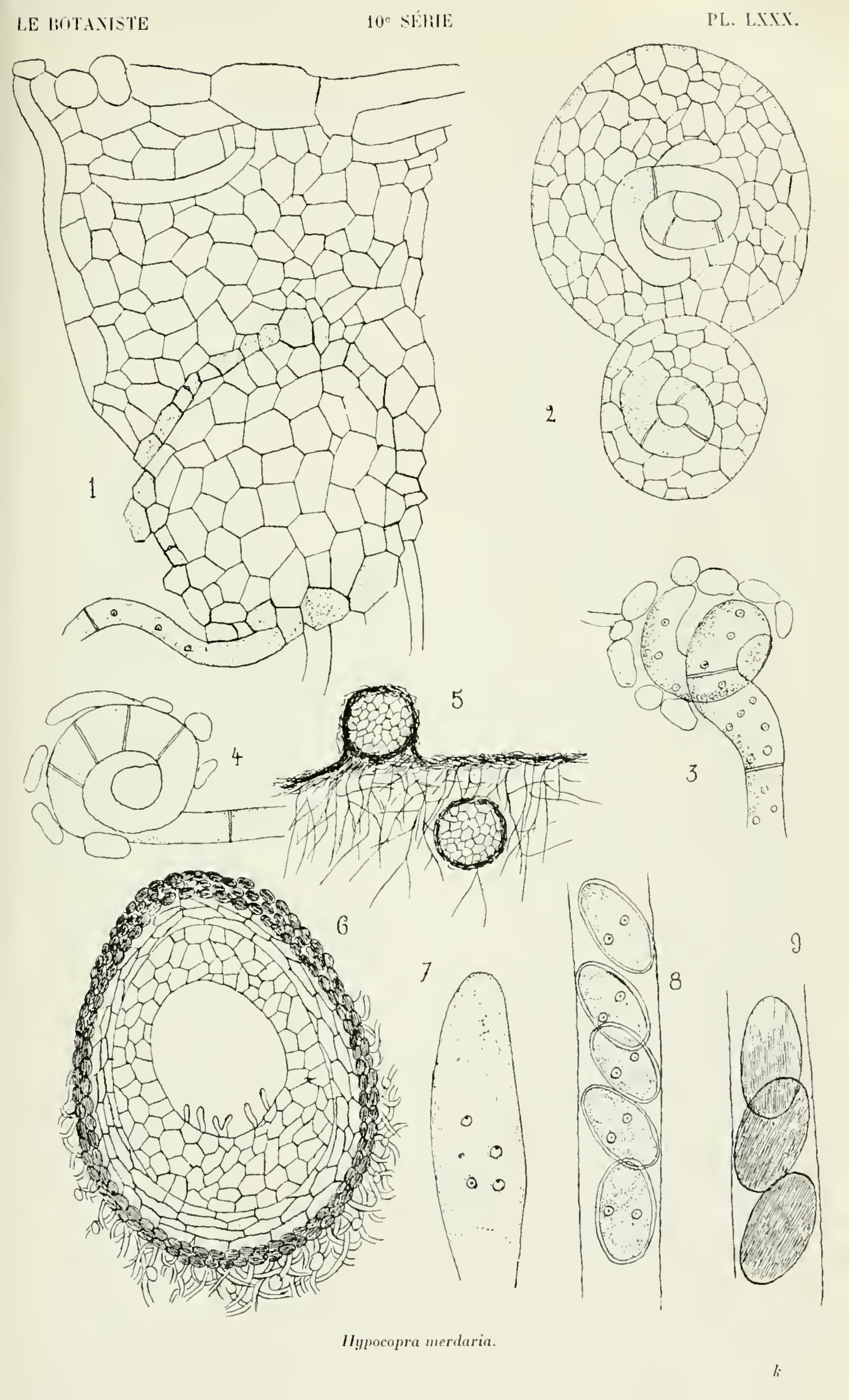
Fig. 2. — Deux tubercules voisins avec leur ascogone central.

Fig. 3-4. — L'ascogone débute comme chez les *Sordaria*.

Fig. 5. — Deux tubercules : l'un est superficiel, le second est inclus dans le stroma.

Fig. 6. — Section d'un périthèce au moment où les paraphyses apparaissent.

Fig. 7-9. — Formation des ascospores dans les asques.



Hypocopra merdaria.

PLANCHE LXXXI

Podospora hirsuta sp. nov.

Fig. 1-4. — Structure du mycélium et formation de conidies.
Fig. 5. — Début d'ascogone.
Fig. 6. — Ascogone et filaments recouvrants.
Fig. 7-8. — Stades plus avancés.
Fig. 9. — Ascogone et filaments recouvrants.
Fig. 10-13. — Stades successifs de la formation des spores dans l'asque.
Fig. 14. — Jeunes spores isolées.
Fig. 15. — Aspect des péritheces dans la culture.

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15

Podospora hirsuta.

PLANCHE LXXXII

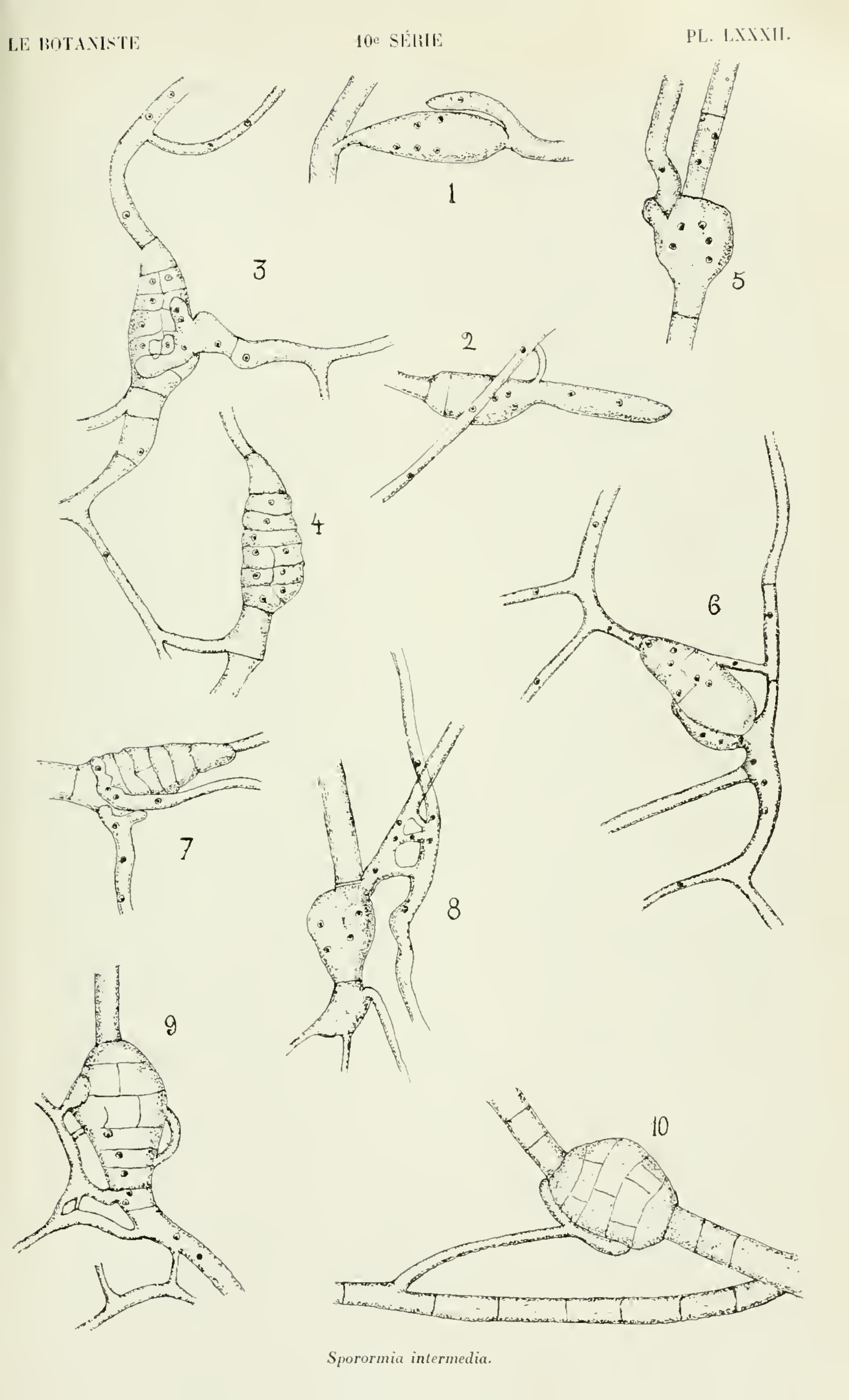
Sporormia intermedia Auersw.

Fig. 1-2. — Début d'ascogone.

Fig. 3-7. — Cloisonnements de l'ascogone et anastomoses des filaments recouvrants.

Fig. 8. — Ascogone avec nombreuses anastomoses au voisinage.

Fig. 9-10. — Ascogones renflés et cloisonnés.



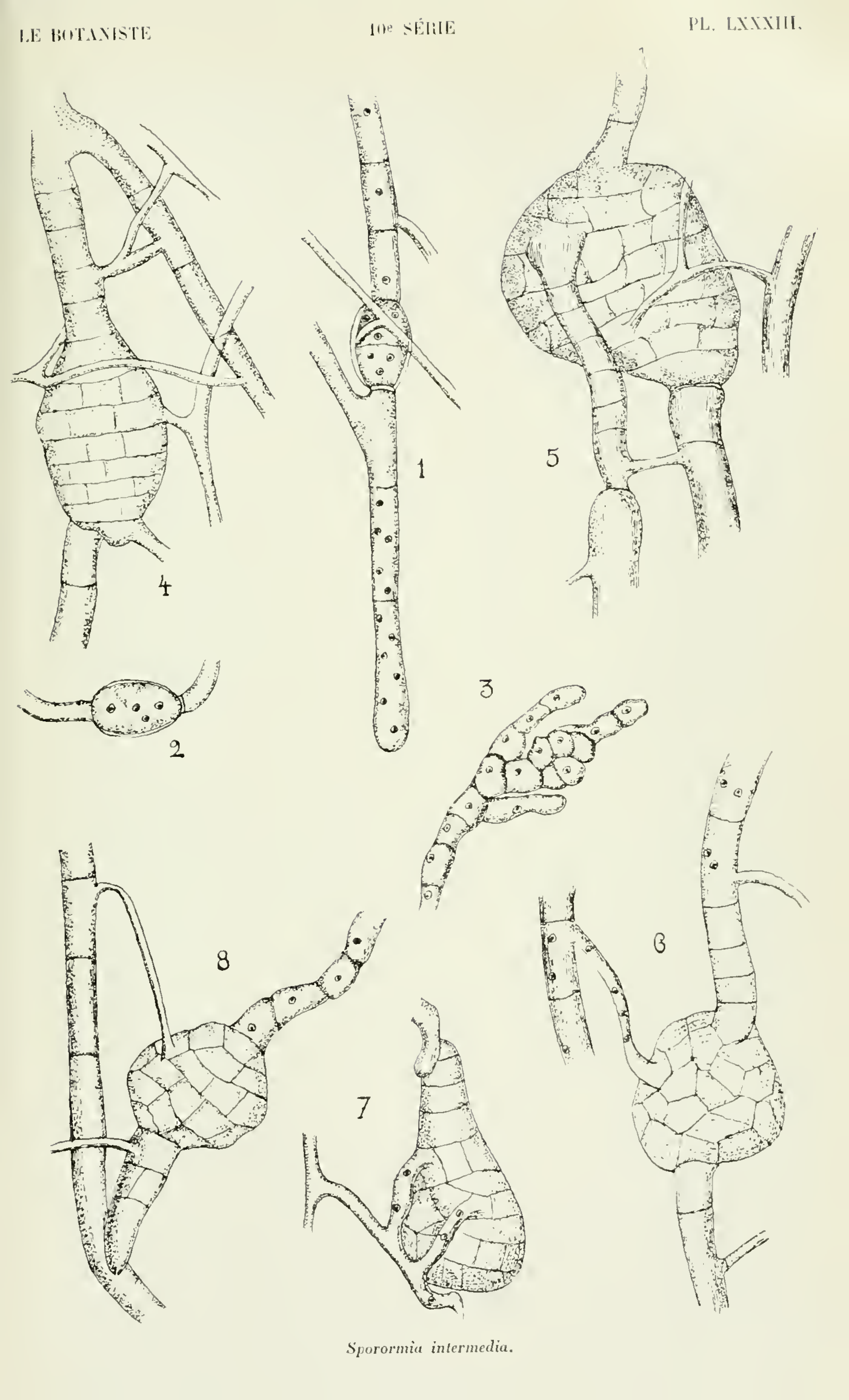
Sporormia intermedia.

PLANCHE LXXXIII

Sporormia intermedia Auersw.

Fig. 1-2. — Jeunes ascogones.

Fig. 4-8. — Ascogones cloisonnés et renflés en tubercules ; anastomoses nombreuses dans le voisinage.



Sporormia intermedia.

PLANCHE LXXXIV

Sporormia intermedia Auersw.

Fig. 1-3. — Sections de tubercules ; au centre, on aperçoit un ou plusieurs articles binucléés.

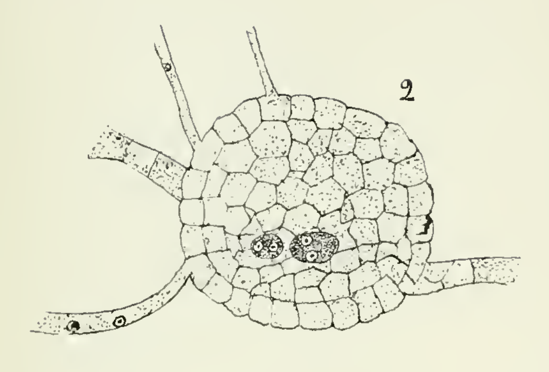
Fig. 4. — Id. ; au centre, le tissu entre en dégénérescence ; il est traversé par un filament à signification indéterminée.

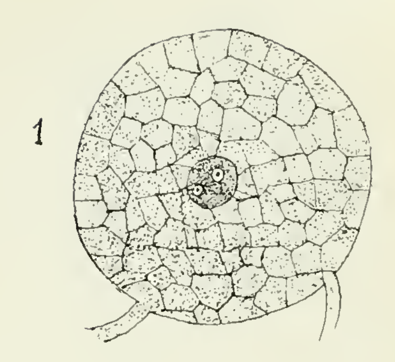
Fig. 5. — Le tubercule se creuse d'une cavité, à l'intérieur de laquelle apparaissent des poils.

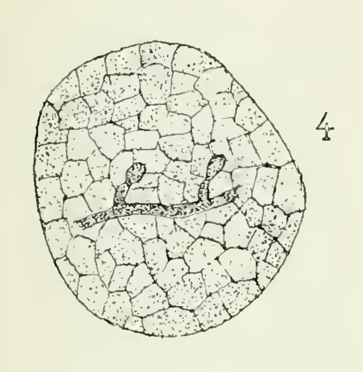
Fig. 6. — Périthèce avec de jeunes asques.

Fig. 7. — Les spores cloisonnées encore renfermées dans l'asque.

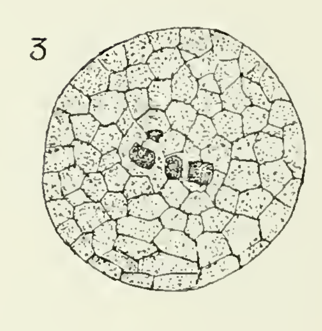


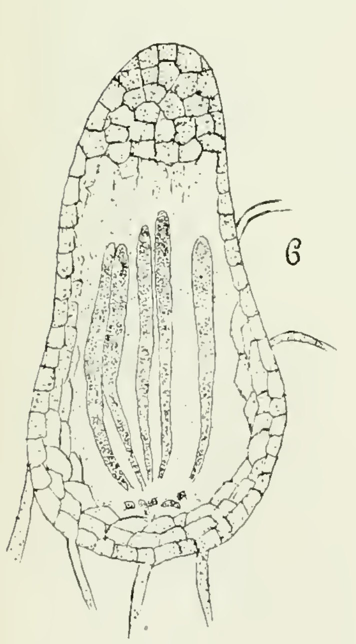


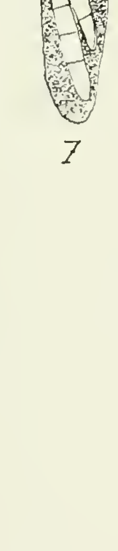


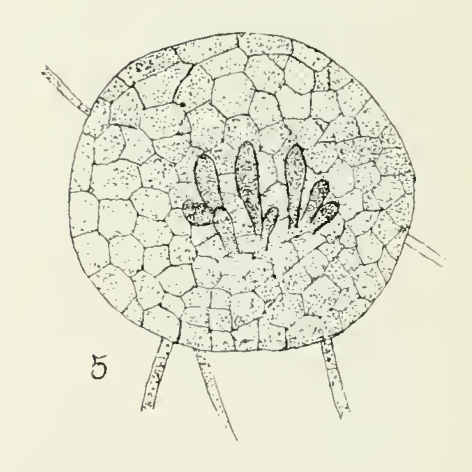










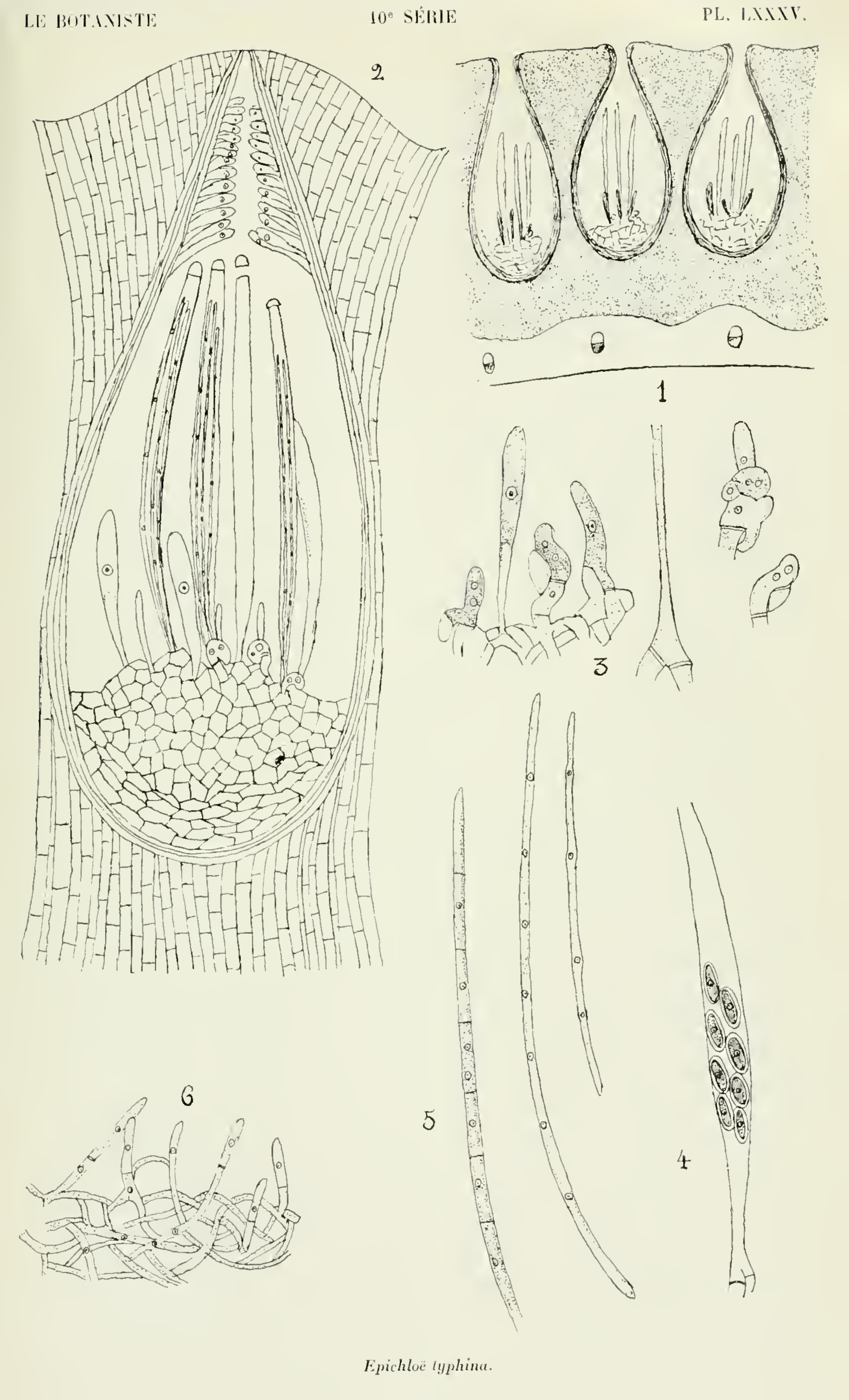


Sporormia intermedia.

PLANCHE LXXXV

Epichloë typhina Pers.

Fig. 1. — Vue d'ensemble de la couche à périthèces.
Fig. 2. — Un des périthèces simples avec ses asques et ses spores.
Fig. 3. — Formation des asques par le mode en crochet.
Fig. 4. — Les spores sont d'abord arrondies et uninucléées.
Fig. 5. — Elles s'allongent en filament aciculaire et leur noyau subit trois bipartitions.
Fig. 6. — Portion de mycélium superficiel avec cellules uninucléées.



Epichloë typhina.

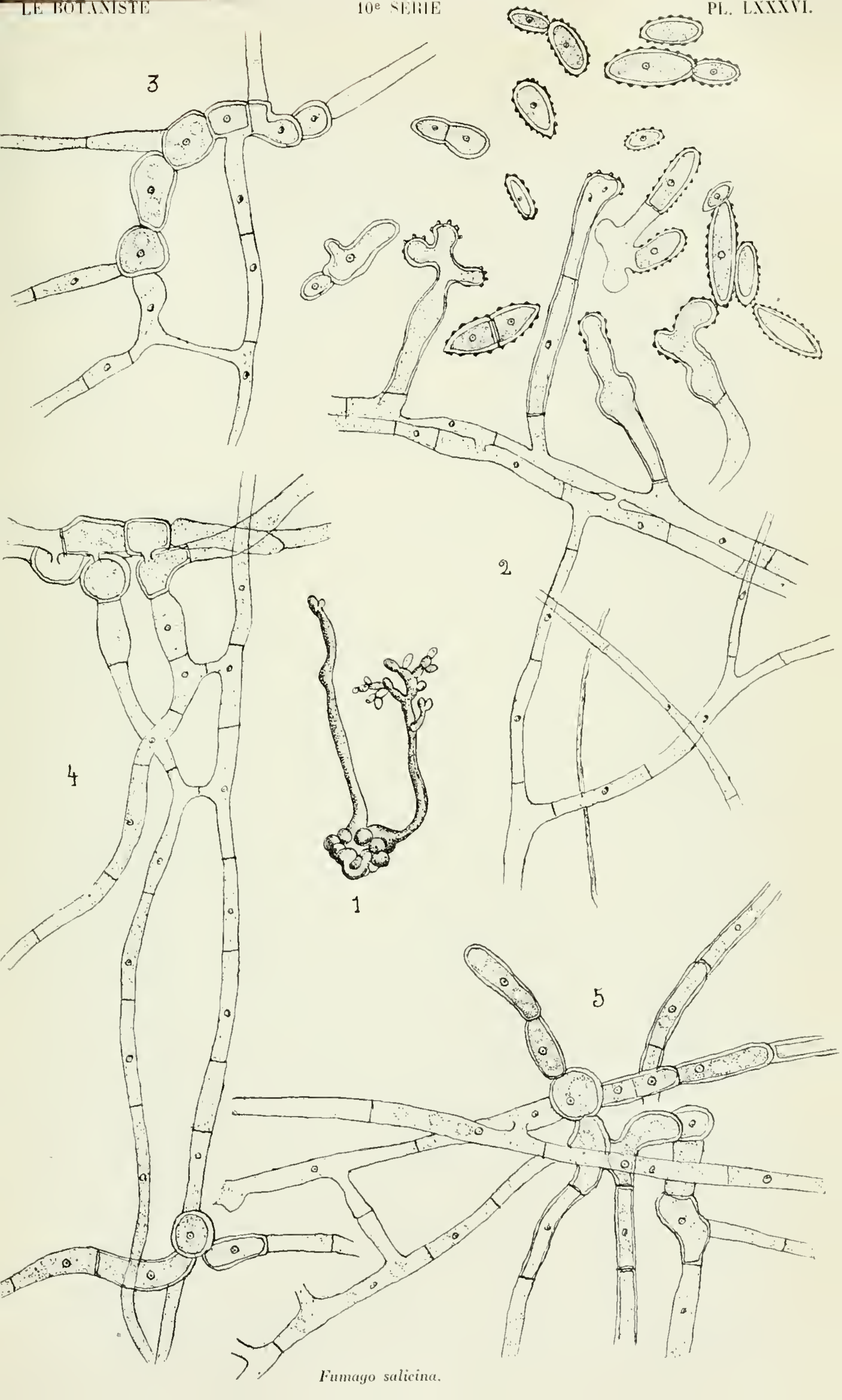
PLANCHE LXXXVI

Fumago salicina Montagne.

Fig. 1. — Un conidiophore d'après Tulasne.

Fig. 2. — Mycélium, rhizomorphes, conidiophores et spores détachées ; leur structure.

Fig. 3-5. — Il s'agit vraisemblablement de débuts de périthèces ; nombreuses anastomoses.



Fumago salicina.

PLANCHE LXXXVII

Fumago salicina Montagne.

Fig. 1-9. — Différents aspects de la formation de spermaties sur les filaments du thalle ; les cellules qui bourgeonnent ces spermaties renferment plusieurs noyaux.

Fig. 5. — Spermaties à l'intérieur d'un filament.

1

2

3

4

5

6

7

8

9

Fumago salicina.

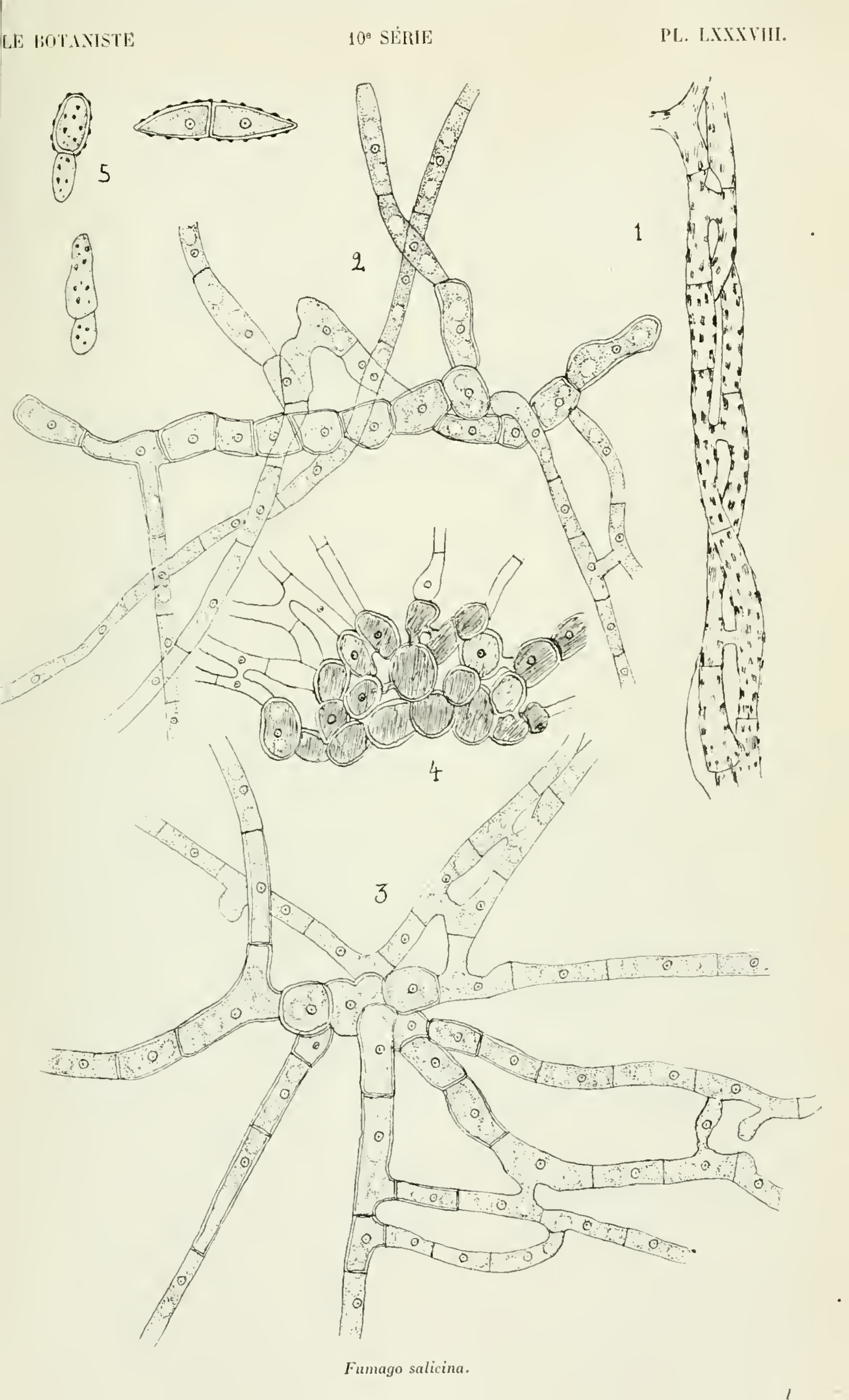
PLANCHE LXXXVIII

Fumago salicina Montagne.

Fig. 1. — Rhizomorphe ; anastomoses entre les articles des filaments constituants.

Fig. 2-3. — Il s'agit probablement de débuts de périthèces : nombreuses anastomoses.

Fig. 4. — Portion d'un tubercule à un stade plus avancé : on voit que ce tubercule est produit par une ramification et un cloisonnement des cellules qui s'anastomosent entre elles et cutinisent leur membrane : la différenciation a lieu en ordre centrifuge.



Fumago salicina.

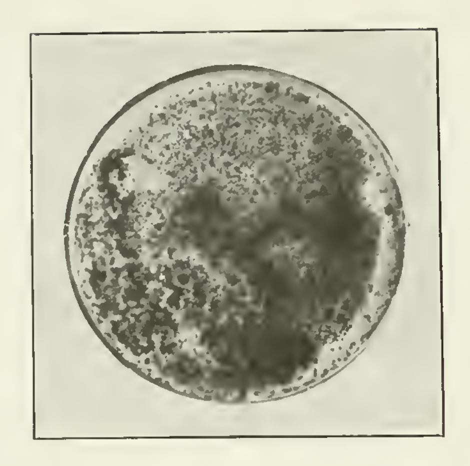
PLANCHE LXXXIX

Penicillium vermiculatum sp. nov.

Fig. 1. — Aspect de la culture renfermant de très nombreux périthèces.

Sterigmatocystis ochracea.

Fig. 1. — Section au travers de trois sclérotes d'âge différent.



Penicillium vermiculatum.



Sterigmatocystis ochracea

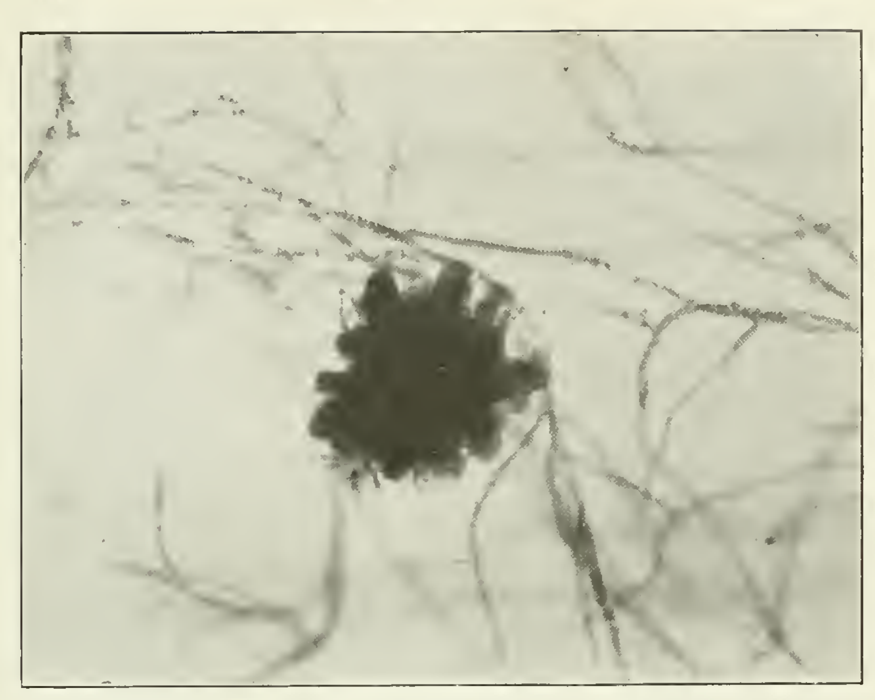
PLANCHE XC

Ascodesmis nigricans V. Tieghem.

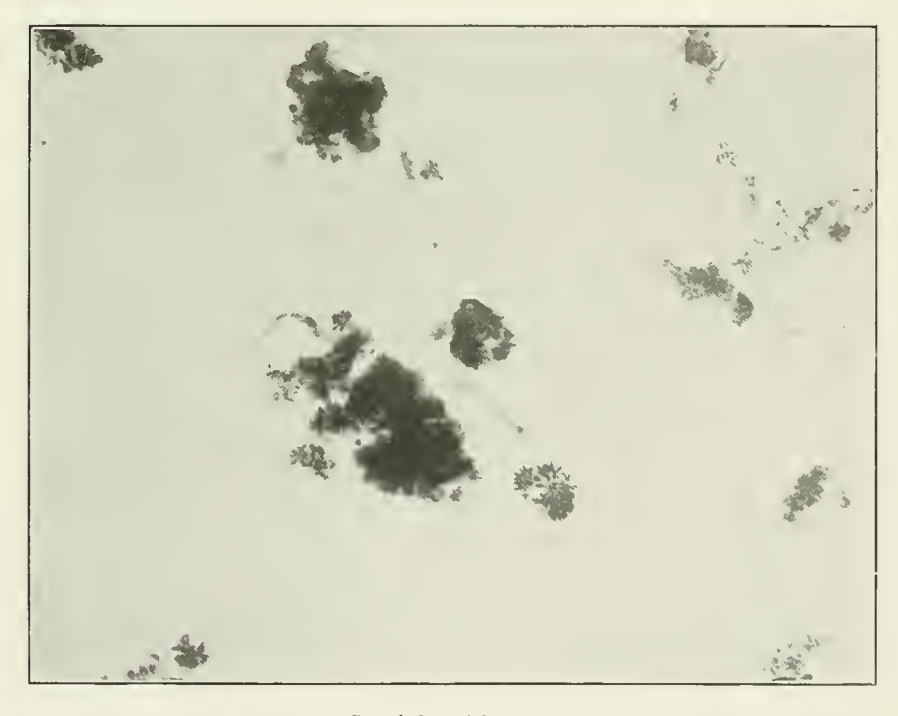
Fig. 1. — Un périthèce à maturité au milieu des filaments de la culture.

Saccobolus violascens Boud.

Fig. 2. — Portion de la culture ; nombreux périthèces agrégés avec asques saillants.



Ascodesmis nigricans.



Saccobolus violascens.

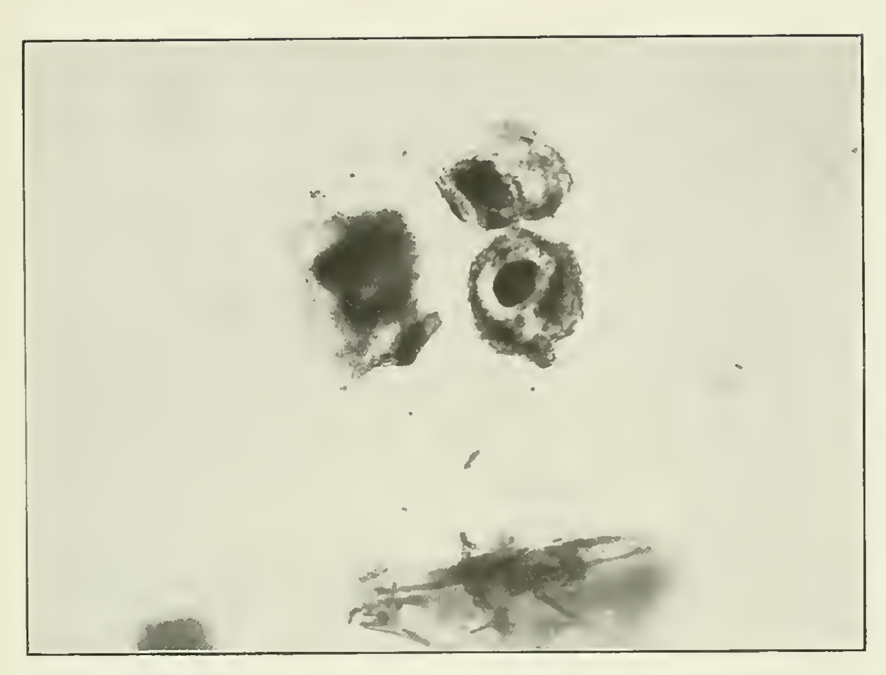
PLANCHE XCI

Thelebolus stercoreus Tode.

Fig. 1. — Trois périthèces : dans l'un d'eux, l'asque se détache nettement.

Rhyparobius Cookei Boudier.

Fig. 2. — Périthèce double laissant échapper les spores.



Thelebolus stercoreus.



Rhyparobius Cookei

MICROGRAPHIE

E. GOGIT

PARIS — *49, Boulevard Saint-Michel, 49* — PARIS

Médaille d'Argent à l'Exposition Universelle de 1889

Spécialité de fournitures pour la Micrographie

Lames porte-objets et lamelles minces de toute espèce, cellules de verre, chambres humides, nécessaires à réactifs : boîtes à préparations, instruments, verrerie, matières colorantes et réactifs pour les recherches de microscopie et de bactériologie préparés consciencieusement, d'après les instructions des auteurs, préparations microscopiques variées, et spécialement de Bacilles et de Botanique. — Dépôt des Microscopes Leitz et des Microtomes Miehe et Jung. Thoma.

Poitiers. — Société française d'imprimerie et de Librairie.

L233
9-S.

New York Botanical Garden Library
3 5185 00259 3588